

SÉRIE A N° 736
N° D'ORDRE : 1506

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

FERNAND MOREAU

Agrégé de l'Université
Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris

- 1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA REPRODUCTION DES MUCORINÉES ET DE
QUELQUES AUTRES THALLOPHYTES.
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 juin 1913, devant la Commission d'Examen.

MM. CAULLERY.	Président
LÉON BERTRAND.	} Examinateurs
DANGEARD.	

POITIERS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'IMPRIMERIE ET DE LIBRAIRIE

(ANCIENNE LIBRAIRIE LECÈNE, OUDIN ET C^{ie})

6 et 8, rue Henri-Oudin

1913

SÉRIE A N° 736
N° D'ORDRE : 1506

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

FERNAND MOREAU

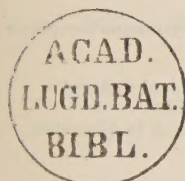
Agrégé de l'Université
Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA REPRODUCTION DES MUCORINÉES ET DE
QUELQUES AUTRES THALLOPHYTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 juin 1913, devant la Commission d'Examen.

MM. CAULLERY.. . . .	Président
LÉON BERTRAND.	} Examinateurs
DANGEARD.. . . .	



POITIERS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'IMPRIMERIE ET DE LIBRAIRIE

(ANCIENNE LIBRAIRIE LECÈNE, OUDIN ET C^{ie})

6 et 8, rue Henri-Oudin

1913

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen. P. APPELL, *Professeur*. Mécanique analytique et mécan. céleste.

Doyen honoraire. . G. DARBOUX. — Géométrie supérieure.

Professeurs honoraires. { Ch. WOLF.
J. RIBAN.

	LIPPMANN.	Physique.
	BOUTY.	Physique.
	BOUSSINESQ.	Phys. mathém. et calcul des probabilités.
	PICARD.	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE.	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston BONNIER.	Botanique.
	DASTRE.	Physiologie.
	KÖNIGS.	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.	Géographie physique.
	GOURSAT.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.	Chimie organique.
	JOANNIS.	Chimie (Enseignement P. C. N.)
	JANET.	Physique.
	WALLERANT.	Minéralogie.
	ANDOYER.	Astronomie.
	PAINLEVÉ.	Mécanique rationnelle.
Professeurs.	HAUG.	Géologie.
	HOUSSAY.	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.	Chimie.
	Gabriel BERTRAND.	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.	Physique générale.
	CAULLERY.	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ.	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.	Chimie.
	Emile BOREL.	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.	Aviation.
	Jean PERRIN.	Chimie physique.
	G. PRUVOT.	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	ABRAHAM.	Physique.
	MATRUCHOT.	Botanique.
	CARTAN.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD.	Mathématiques générales.
	N...	Application de l'analyse à la géométrie.
	N...	Histologie.
	PUISEUX.	Mécanique et astronomie.
	LEDUC.	Physique.
	MICHEL.	Minéralogie.
	HÉROUARD.	Zoologie.
	Léon BERTRAND.	Géologie.
Professeurs adjoints..	Rémy PERRIER.	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	MOLLIARD.	Physiologie végétale.
	COTTON.	Physique.
	LESPIEAU.	Chimie.
	GENTIL.	Pétrographie.
	SAGNAC.	Physique (Enseignement P. C. N.).
	PEREZ.	Zoologie (Evolution des êtres organisés).

Secrétaire. D. TOMBECK.

A M. DANGEARD

Hommage de ma reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES

SUR LA

Reproduction des Mucorinées

ET DE

QUELQUES AUTRES THALLOPHYTES

INTRODUCTION

Le présent travail réunit les résultats de nos recherches sur la reproduction de quelques êtres inférieurs : Algues et Champignons. Il comprendra trois parties :

Les VAUCHERIES feront l'objet de la première. Elles nous offriront dans leurs reproductions sexuelle et asexuelle des types variés d'organes reproducteurs. L'absence d'individualisation des éléments reproducteurs est le trait le plus caractéristique de leurs appareils les plus évolués.

Nous le retrouverons dans les organes de la reproduction sexuelle des MUCORINÉES. Celles-ci nous occuperont plus longtemps. En raison de la pauvreté des connaissances des histologistes sur leurs zygosporos, leurs sporanges et leurs conidiophores, nous leur avons consacré une assez longue étude ; elle constituera notre deuxième partie.

L'absence d'individualisation des gamètes s'accompagne, chez les Mucorinées, d'un retard dans leur copulation, et un retard analogue dirige l'évolution des appareils asexués qui de sporanges deviennent conidiophores.

Enfin ce double phénomène, retard dans la formation des éléments reproducteurs et souvent absence de leur dissociation, imprime aux appareils reproducteurs des CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS une physionomie toute particulière sous les traits de laquelle il est parfois difficile de reconnaître les formes originelles. Quelques exemples de ces modes évolués de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée constitueront la troisième partie de cette étude.

Le lecteur entrevoit déjà les idées dominantes qui ont dirigé notre travail ; nous avons recherché dans quelques groupes de Thallophytes les principes qui ont présidé à l'évolution de leurs organes reproducteurs. Nous indiquerons dans un dernier chapitre, les résultats auxquels nous a conduit cette étude de l'évolution de la reproduction.

A maintes reprises, le lecteur rencontrera dans ce travail des idées soutenues depuis longtemps déjà par M. Dangeard. Les recherches de M. Dangeard sur la reproduction des êtres inférieurs ont orienté vers l'étude de la reproduction sexuelle des Champignons un nombre considérable de travaux ; comment l'élève aurait-il échappé à l'influence féconde que le maître a exercée sur les recherches poursuivies loin de lui par des travailleurs étrangers ? Je n'ai pas cherché à m'y soustraire la sachant bienfaisante.

J'exprime à M. Dangeard toute ma reconnaissance pour les nombreuses marques d'intérêt qu'il m'a témoignées.

Ma pensée reconnaissante se reporte aussi vers les diverses personnes qui depuis plusieurs années ont employé leur influence à assurer ma situation matérielle auprès de M. Dangeard.

PREMIÈRE PARTIE

VAUCHERIES

L'étude des organes reproducteurs des Vaucheries est des plus attrayantes par la diversité des types qu'ils réalisent ; certains ont conservé des caractères anciens, on croirait que le thalle qui les produit est celui d'une plante archaïque s'il ne portait auprès d'eux d'autres appareils reproducteurs manifestement évolués. De même que nos vieilles cathédrales, dont les siècles successifs ont édifié l'une après l'autre les diverses parties, offrent à l'historien de l'art les divers styles de leur architecture et lui permettent, par l'étude d'un seul édifice, de dire les règles qui ont présidé à leur évolution, de même les Vaucheries, grâce aux degrés différents de l'évolution de leurs divers organes reproducteurs, permettent d'écrire une partie étendue de l'histoire de leurs transformations. A ce point de vue leur étude constitue une excellente introduction à l'étude de l'évolution de la reproduction chez les Mucorinées et les Champignons supérieurs. Nos recherches ont porté surtout sur leurs organes reproducteurs femelles : les observations contradictoires auxquelles ils ont donné lieu rendent encore incertaines leur structure et l'interprétation qu'on en doit adopter. Mais pour bien comprendre les phénomènes qui s'y passent il est utile de rappeler rapidement ce qui est essentiel dans l'organisation d'une Vaucherie et particulièrement dans ses organes de reproduction asexuelle. Nous étudierons donc

successivement : le thalle, la reproduction asexuelle, la reproduction sexuelle.

A. — Le thalle.

On sait depuis Vaucher (1803) que les Vaucheries, qu'il désignait sous le nom d'Ectospermes, sont des Algues vertes filamenteuses, non cloisonnées. Les recherches de Schmitz (1879), Strasburger (1880), Berthold (1886), puis de Oltmanns (1895), Golenkin (1899¹), Behrens (1890), Davis (1904), Heidinger (1908), Arnoldi (1908), enfin de von Kurssanow (1911), nous ont appris que leur protoplasme renferme, parmi des leucites verts, de nombreux noyaux ; ceux-ci se divisent par mitose tous à la fois dans une même région du thalle. Nous-même (Moreau, 1914³) avons décrit un organe nouveau du thalle des Vaucheries : dans plusieurs espèces nous avons trouvé dans le protoplasme, et assez souvent accolés aux chloroleucites, des éléments chromatiques extranucléaires de dimensions réduites (4). Punctiformes au repos, ils s'allongent parfois prenant la forme d'haltères rappelant des noyaux en amitose. Ce processus de division donne à ces organes un certain intérêt : il en fait des éléments vivants assurant par leur multiplication leur présence constante dans le thalle (Pl. I, fig. 1). Nous renvoyons à la note que nous leur avons consacrée pour la discussion de la signification qu'il convient de leur attribuer ; elle est encore fort incertaine.

Nadson et Brullova (1908) ont fait connaître chez les Vaucheries des éléments analogues qu'ils ont considérés comme des corpuscules métachromatiques.

(4) La technique employée est la suivante : les coupes minces de Vaucheries, après inclusion dans la paraffine, sont traitées par la triple coloration de Flemming ; on regresse avec l'alcool chlorhydrique un peu plus qu'il conviendrait de le faire pour obtenir de beaux noyaux.

Dans un travail récent (1913 ¹), M^{me} Moreau a décrit des corpuscules métachromatiques bien caractérisés chez les Vaucheries ; la confusion de ces substances de réserve avec nos éléments chromatiques n'est pas possible. Nos éléments chromatiques appellent de nouvelles recherches ; il conviendra, en particulier, de les retrouver dans les spores ciliées afin de les identifier s'il y a lieu avec des blépharoplastes.

B. — La reproduction asexuelle.

La spore se sépare, comme on le sait depuis longtemps (Vaucher, 1803 ; Trentepohl, 1814 ; Unger, 1843), de l'extrémité d'un filament par une cloison ; cette spore est ciliée et ce n'a pas été l'un des moindres étonnements des premiers observateurs (Unger, 1843) que de la voir quitter le filament qui lui avait donné naissance et, par des mouvements autonomes, aller former ailleurs un nouveau filament.

L'étude histologique (Schmitz, 1879 ; Strasburger, 1880 ; Berthold, 1886) a montré que cette spore n'est pas comparable aux zoospores simples, uninucléées, de la plupart des Algues. On y trouve un grand nombre de noyaux situés sous la membrane et en relation chacun avec un blépharoplaste et une paire de cils. Schmitz l'appelle une « syn-zoospore », exprimant ainsi qu'elle est un groupe de spores non séparées. Il est également suggestif de l'appeler un sporange ; c'est un sporange dont les spores ne se sont pas individualisées.

La même structure se rencontre d'ailleurs dans d'autres êtres cénocytiques, par exemple dans le sporange de l'*Ancylistes* ou celui du *Rhabdium* (Dangeard, 1903 ; 1903 à 1906) ; ce dernier offre même un passage entre le sporange typique et le sporange non dissocié : il présente un cloisonnement éphémère qui est l'ébauche d'une sporulation.

Chez les Vaucheries l'absence de dissociation des spores est complète ; nous retenons ce fait comme l'un des enseignements les plus importants de l'étude de la reproduction asexuelle de ces Algues ; il nous permettra de comprendre la structure de leurs organes reproducteurs femelles. Des rapports étroits existent en effet entre la reproduction asexuée et la reproduction sexuée ; ils attestent l'homologie des sporanges et des gamétanges.

C. — La reproduction sexuelle.

Nul ne doutera de la ressemblance profonde de ces deux organes, sporange et gamétange, après avoir considéré l'anthéridie des Vaucheries. Pringsheim (1855), de Bary (1856), puis les histologistes déjà cités, ont fait connaître sa structure : un sac multinucléé, né comme un diverticule du thalle, dans lequel se forment les gamètes mâles, mobiles, ciliés et uninucléés, tout l'aspect d'un sporange ne serait-ce l'inaptitude au développement des éléments reproducteurs qu'il renferme.

On peut considérer l'anthéridie des Vaucheries comme le type d'un gamétange fort peu évolué aux caractères d'un sporange.

Par contre, l'oogone est un organe relativement très évolué. Il naît, comme l'anthéridie, sous la forme d'un diverticule du thalle et, comme elle, il est au début plurinucléé (Schmitz, 1879 ; Behrens, 1890 ; Klebahn, 1892 ; Oltmanns, 1893 ; Davis, 1904 ; Heidinger, 1908). On n'en voit sortir aucun gamète, c'est l'oogone entier qui est l'objet d'une fécondation par un anthérozoïde ; à ce moment il est devenu uninucléé. Les avis diffèrent sur la façon dont s'opère la transformation de la condition multinucléée en la condition uninucléée.

Behrens (1890) avait pensé que tous les noyaux de l'oogone se fusionnent en un seul.

Oltmanns (1895) a décrit une migration des noyaux de l'oogone qui, sauf un, font retour au filament. Cette manière de voir a été soutenue depuis par Heidinger (1908).

Enfin, Davis (1904) soutient que l'oogone renferme encore plusieurs noyaux alors que la cloison qui le sépare du thalle est déjà formée. L'état uninucléé est atteint grâce à la dégénérescence qui frappe les noyaux à l'exclusion d'un seul.

L'opinion de Behrens est aujourd'hui abandonnée. Restent donc en présence l'opinion d'Oltmanns et d'Heidinger, et celle de Davis.

C'est pour nous faire une opinion sur les manières de voir de ces auteurs que nous avons entrepris des recherches personnelles sur la question.

Nous avons eu à notre disposition une espèce de *Vaucheria* (1) voisine de *Vaucheria uncinata* Ktz. (Rabenhorst, 1868, p. 271). Nous avons porté plus particulièrement notre attention sur l'oogone, mais nous indiquerons les observations que nous avons éventuellement faites sur l'anthéridie.

Nos colorations (2) ont été faites sur filaments entiers.

(1) L'espèce de *Vaucheria* dont nous avons fait l'étude histologique des oogones nous a paru devoir être rapportée à *V. uncinata*. C'est en tout cas une forme très voisine. Elle a été récoltée dans un fossé à Villeperdue (Indre-et-Loire) au mois d'avril 1912 et à cette époque elle était en fructification.

(2) Nous avons employé l'hématoxyline selon la méthode de Heidenhain. Nous avons obtenu l'adhérence des filaments aux lames en utilisant une méthode qui nous a été communiquée par le cytologiste danois O. Winge: Les filaments, après fixation, sont étendus sur une lame puis déshydratés, recouverts ensuite d'une goutte de collodion étendu d'alcool. L'éther et l'alcool s'évaporent et le collodion fixe l'algue à la lame. On peut alors traiter celle-ci comme on traite une préparation sur laquelle des coupes ont été collées.

L'emploi de la méthode de Winge est indiqué toutes les fois qu'il y a lieu de colorer de petits objets sans faire de coupes. Elle nous a souvent fourni de bons résultats.

Les erreurs des auteurs et la raison de leurs divergences résultent de ce qu'ils ne se sont pas orientés dans leurs coupes ; ils ont pris pour des oogones des coupes de filaments. En colorant des filaments entiers nous avons éliminé cette chance d'erreur ; par contre il nous était interdit d'étudier par cette méthode les oogones un peu âgés. Dès que l'épaisseur de la membrane de l'oogone devenait un peu grande elle devenait opaque, ce qui empêchait l'observation de l'intérieur de l'oogone.

La figure 2, planche I, montre l'anthéridie et l'oogone au moment où, venant de se former, ils laissent déjà reconnaître leur forme définitive.

Le filament sur lequel ils prennent naissance renferme un protoplasme assez lâche avec des noyaux petits, nombreux, situés près de la membrane. Un diverticule porte l'oogone à son extrémité et donne naissance latéralement à l'anthéridie. Celle-ci a déjà la forme recourbée qu'elle conservera jusqu'à la fin ; mais aucune cloison ne sépare encore la partie fertile de la partie stérile. Le protoplasme n'y est pas très abondant et les noyaux y sont nombreux, surtout à l'extrémité ; ils ont dans cette région un caractère particulier ; ils sont allongés et présentent souvent un nucléole excentrique ; ils paraissent vésiculaires.

Dans le jeune oogone le protoplasme est plus riche ; il a une structure réticulée-alvéolaire et renferme dans toute son étendue de nombreux noyaux petits, ronds, à nucléole central. Il communique encore librement avec le thalle.

Au stade suivant (Pl. I, fig. 3) l'anthéridie a isolé par une cloison sa partie fertile. L'oogone à ce même moment n'est pas encore isolé du thalle ; son développement se fait en général moins vite que celui de l'anthéridie.

Des modifications sont intervenues dans la structure de l'oogone. Sa paroi présente l'indication de ce qui sera plus tard le bec ; c'est une trace circulaire où la paroi restera mince. Le protoplasma n'a pas changé de structure, il ren-

ferme encore un grand nombre de noyaux, mais le centre de l'oogone est occupé par une grande vacuole.

Plus tard (Pl. I, fig. 4) une cloison se forme qui sépare du thalle le contenu de l'oogone. A ce moment l'oogone renferme encore un grand nombre de noyaux. Le protoplasme réticulé-alvéolaire présente des mailles lâches et fines : en son centre est une grande vacuole. Le retour des noyaux dans le thalle n'est pas possible à cause de la cloison nouvellement formée. L'oogone, immédiatement après sa séparation du thalle, est plurinucléé.

Cette structure n'est pas définitive. On trouve bientôt dans l'oogone des noyaux de diverses tailles ; la plupart sont des noyaux qui dégènèrent ; on observe toutes les phases de la dégénérescence. Un noyau privilégié voit croître ses dimensions (Pl. I, fig. 5). Il reste bientôt presque le seul noyau reconnaissable (Pl. II, fig. 1, 2), les autres n'étant plus représentés que par des corpuscules punctiformes visibles quelque temps encore dans les trabécules du protoplasma.

Nos observations sur l'oogone de *Vaucheria uncinata* établissent donc que, jeune, cet organe communique librement avec le thalle et renferme comme celui-ci un grand nombre de noyaux. Plus tard il se forme à sa base une cloison qui le sépare du filament. Ainsi limité par cette cloison l'oogone renferme de multiples noyaux. Nous n'avons observé aucune migration de ces noyaux et tout phénomène de retour dans le filament est rendu impossible par la formation de la cloison basilaire. Tous les noyaux de l'oogone n'ont pas la même destinée : un seul subsiste dans l'oogone âgé, les autres dégènèrent.

Comme nous le voyons, l'oogone se présente sous la forme d'un organe qui lorsqu'il est jeune est tout à fait comparable à une anthéridie. Ce sont des gamétanges : les noyaux qu'ils renferment représentent autant de gamètes. Mais alors que les gamètes s'individualisent dans l'anthéridie, lors de la formation des anthérozoïdes, ils manquent

de le faire dans le gamétange femelle. Un seul noyau subsiste, privilégié, grâce à la dégénérescence des autres ; il sera fécondé par le spermatozoïde unique que recevra l'oogone.

Il est vraisemblable que les ancêtres des Vaucheries avaient des gamétanges femelles semblables aux gamétanges mâles où aucun gamète n'était sacrifié. Une étude d'ensemble des Siphonées fera sans doute connaître dans cette famille des stades intermédiaires de l'évolution du gamétange dont l'oogone nous offre le terme ultime.

L'évolution du gamétange s'est faite chez les Vaucheries parallèlement à celle du sporange. En même temps que celui-ci a cessé de dissocier ses spores, le gamétange femelle a manqué de dissocier ses gamètes ; tous, sauf un, ont été sacrifiés au profit du gamète privilégié. Nous rencontrerons des phénomènes tout à fait comparables dans la suite de ce travail.

L'absence de dissociation des éléments reproducteurs dans le sporange ou dans l'oogone, que nous considérons comme un caractère d'évolution, la structure de la jeune anthéridie sont des dispositions qui facilitent le retour de ces organes à l'état végétatif.

Campbell (1886), Reinsch (1887), Hick (1890), Nichols (1895), Desroche (1910²) ont décrit la transformation du jeune oogone de plusieurs espèces de Vaucheries en un filament. Nous-même avons observé (1) de nombreux cas d'avortement d'oogones et d'anthéridies chez *V. geminata* et *V. hamata* et leur remplacement soit par un filament végétatif, soit par une ou plusieurs anthéridies (Pl. II, fig. 3), soit par une nouvelle fructification (Pl. II, fig. 5). Dans une culture renfermant à la fois *V. geminata* et *V. hamata* nous avons même observé fréquemment des cas où un gamétange

(1) Ces observations déjà anciennes ont été faites sur des Vaucheries récoltées dans les environs de Poitiers au mois de février 1908 ; après un court séjour au laboratoire elles ont fructifié et leurs fructifications ont donné lieu aux anomalies que nous décrivons.

de *V. geminata* était remplacé, non par la fructification typique de *V. geminata*, mais par une fructification de *V. hamata* (Pl. II, fig. 8) ; nous avons également vu le cas inverse (Pl. II, fig. 6, 9). Les deux sortes de fructifications pouvaient aussi être portées séparément sur le même thalle (Pl. II, fig. 10). La combinaison de ces divers cas peut aussi donner naissance à des appareils compliqués (Pl. II, fig. 4).

La coexistence des fructifications de *V. geminata* et de *V. terrestris*, a conduit Desroche (1910¹) à considérer que ces deux espèces sont en réalité deux formes d'adaptation d'une même espèce au milieu aquatique ou au milieu aérien ; la coexistence des fructifications de deux *Vaucheries* également aquatiques, *V. geminata* et *V. hamata*, ne parle pas en faveur de cette explication. Nous croirions plutôt à des phénomènes d'hybridité. Il y a là un sujet intéressant de recherches expérimentales.

Quoi qu'il en soit, nous constatons que dans certains cas les gamétanges des *Vaucheries* peuvent faire retour à l'état végétatif. Ce retour n'est souvent pas complet, il est souvent suivi d'une formation tardive de nouveaux appareils reproducteurs. Nous retiendrons ce retard possible de la formation d'organes reproducteurs fonctionnels qui entraîne un retard dans la fécondation, car nous rencontrerons plus tard des êtres chez lesquels la fécondation ne se fait jamais dans les gamétanges primitifs, mais est toujours retardée. A ce point de vue, l'étude des *Vaucheries* renferme encore un bon enseignement.

En résumé, les connaissances que nous avons acquises au cours de l'étude des *Vaucheries* font de ces Algues des êtres intéressants pour l'étude de l'évolution de la reproduction.

Leur « spore » est un organe évolué : c'est en réalité un sporange aux spores non dissociées.

L'anthéridie offre au contraire des caractères archaïques ; elle rappelle un sporange primitif et elle aide à comprendre la structure de l'oogone.

Celui-ci est un gamétange évolué : des phénomènes de dégénérescence interviennent qui ne respectent qu'un gamète privilégié.

Entre ces trois organes homologues, sporange, anthéridie, oogone, l'évolution a fait un choix ; elle a atteint deux d'entre eux, négligeant le troisième. Des transformations analogues ont modifié à la fois le sporange et le gamétange femelle, laissant inaltérés les caractères archaïques du gamétange mâle.

Nous retrouverons, chez les Mucorinées, des modifications des gamétanges tout à fait comparables aux précédentes et nous les suivrons jusqu'au terme ultime de leur évolution chez les Champignons supérieurs ; c'est alors que nous nous souviendrons du retard apporté dans la fécondation, retard accidentel chez les Vaucheries mais qui, chez les Champignons supérieurs, est devenu la règle.

DEUXIÈME PARTIE

MUCORINÉES

Un très grand nombre de travaux ont fait connaître les caractères et la biologie de nombreuses espèces de Mucorinées ; ils ont indiqué les conditions de leur culture, les ont classées et ont marqué les limites du polymorphisme de leurs fructifications. Un petit nombre d'auteurs seulement ont abordé l'étude intime de ces Champignons en mettant à profit les ressources de la technique histologique ; la pénurie des observations, souvent discordantes, des histologistes nous a engagé depuis plusieurs années à porter nos efforts de ce côté ; le résultat de nos recherches sera consigné dans la deuxième partie de ce travail.

Nous abordons l'étude d'êtres qui sont à première vue notablement différents de ceux qui nous ont occupés jusqu'ici, cependant les cryptogamistes depuis longtemps ont reconnu des ressemblances entre les Algues Siphonées, auxquelles se rapportent les Vaucheries, et les Champignons Siphomycètes qui comprennent les Mucorinées. Nous aurons à rechercher jusqu'à quel point elles se poursuivent dans la structure profonde de ces êtres et dans quelle mesure sont justifiées les relations de parenté qu'ont affirmées les biologistes entre les Algues Siphonées et les Champignons Siphomycètes.

Comme dans la première partie, nous étudierons d'abord

le thalle qui donne sa structure aux organes de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée (Ch. I).

Nous étudierons ensuite les divers types de la reproduction asexuelle dans plusieurs espèces de Mucorinées et nous chercherons à établir une filiation dans leurs différentes modalités (Ch. II).

Puis viendra l'étude de la reproduction sexuelle dont nous suivrons l'évolution à l'intérieur de la famille des Mucorinées (Ch. III).

Nous consacrerons un chapitre spécial (Ch. IV) à l'étude de l'histoire nucléaire des Mucorinées considérée dans ses relations avec la sexualité.

Enfin nous extrairons des chapitres précédents les données susceptibles d'éclairer la question des affinités des Mucorinées (Ch. V).

CHAPITRE PREMIER

LE THALLE.

On connaît depuis longtemps chez les Mucorinées la structure généralement continue du thalle ; on sait également qu'il peut séparer, soit à l'extrémité de ses ramifications, soit sur leur trajet, des *chlamydospores* ayant chacune la valeur d'une bouture. Il peut, dans certaines conditions, particulièrement dans les milieux sucrés et en l'absence d'air, prendre la forme des *levures* dont il partage alors parfois les fonctions de fermentation. Fort rarement ce thalle forme des appareils massifs : l'intrication des filaments n'a guère lieu qu'autour des sporangiophores anormaux du *Rhizopus nigricans* (Lendner, 1908 ³) et des zygosporos des *Mortierella* (Brefeld, 1881) ; des passages entre cette forme intriquée et la forme simple sont réalisés dans les fulcres qui accompagnent les zygosporos d'un certain nombre d'espèces (*Phycomyces*, *Absidia*) ; de véritables sclérotos n'ont été signalés (Guéguen, 1909 ³) que chez *Mucor Sphaerocarpus*.

Le thalle conserve donc toujours une grande simplicité.

Son contenu protoplasmique, animé de mouvements faciles à étudier, a donné lieu de la part de Matruchot (1896, 1898 ¹, ², ³, 1899, 1900) à des recherches auxquelles une méthode originale de coloration donne une partie de leur

intérêt. Matruchot cultive à la fois une Mucorinée et un organisme producteur de pigment ; il observe la fixation du pigment sur certaines parties du protoplasme de la Mucorinée.

Nous avons eu l'occasion de reprendre les observations de Matruchot : une culture double d'une Bactérie chromogène, productrice d'un pigment rouge, et de *Rhizopus nigricans* nous a permis d'observer chez ce dernier la coloration de cordons protoplasmiques allongés parallèlement à l'axe du filament, parfois bifurqués, et parsemés de granulations rouges.

Celles-ci ont été observées abondantes à l'extrémité du thalle, dans les régions toutes jeunes et en voie de croissance dans lesquelles les cordons protoplasmiques font défaut.

Les granulations rouges n'ont jamais la structure d'un noyau et nous paraissent être des dépôts de la matière colorante.

La technique de Matruchot conduit donc à attribuer au protoplasma du *Rhizopus nigricans* la même structure qu'à celui de *Mortierella reticulata*.

Le thalle renferme dans son protoplasme, avec des noyaux, des substances de réserve et des éléments figurés qu'il est utile de connaître pour éviter de les confondre avec des noyaux comme l'ont fait souvent les histologistes. On y trouve d'abord de l'huile dont la présence oblige parfois à substituer aux fixateurs osmiques qu'elle réduit des fixateurs osmiques faibles ou des fixateurs sans acide osmique.

La mucorine paraît être une substance de réserve propre aux Mucorinées ; elle revêt souvent l'aspect d'un cristalloïde prenant la safranine ; elle est facilement reconnaissable quand elle a des facettes planes, mais parfois ses angles s'arrondissent, elle peut alors être confondue avec un noyau imparfaitement coloré.

La technique suivante permet dans ce cas de la caracté-

riser : une double coloration à la safranine-toluidine colore en bleu les noyaux alors que la mucorine est colorée en rouge.

Enfin une cause d'erreur pour l'histologiste est la présence de corpuscules métachromatiques (Guéguen, 1909^{1, 2}) ; ceux-ci sont parfois fort nombreux ; on les reconnaîtra, à défaut des réactifs qui leur sont propres, à la diversité de leur taille et à leur aspect réfringent ; ils offrent souvent sur les bords une région plus colorée qui forme autour d'eux soit un anneau complet soit un simple croissant.

Outre les divers éléments signalés ci-dessus, le protoplasme des Mucorinées renferme des noyaux (1) sur lesquels nous nous étendrons longuement.

Tous les auteurs (Schmitz, 1879 ; Vuillemin, 1887 ; von Istvanfii, 1889, 1895 ; de Wèvre, 1891 ; Dangeard et Léger, 1894^{1, 2} ; Léger, 1895^{1, 2}, 1896 ; Harper, 1899² ; Grüber, 1901, 1911 ; Henckel, 1905-1906 ; Dangeard, 1906 ; Lendner, 1908^{2, 3} ; Guéguen, 1909^{1, 2} ; Moreau, 1911¹ ; Mc Cormick, 1912) ont reconnu l'existence générale des noyaux chez les Mucorinées dans le thalle desquelles ils sont réunis en grand nombre.

Nous avons nous-même constaté l'existence de nombreux

(1) Dans l'étude des noyaux du thalle des Mucorinées, des noyaux de leurs sporanges, conidiophores et zygosporos ainsi que dans l'étude des Champignons supérieurs, nous avons employé les mêmes techniques. Nous les indiquons une fois pour toutes :

Les Champignons sont fixés au Flemming (solution faible) ou à l'un des fixateurs chromiques avec ou sans acide osmique selon les formules indiquées par Chamberlain (1905), spécialement au liquide de Merkel et à celui de Schaffner. Ils sont, après inclusion dans la paraffine, débités en coupes minces, collés sur lames et traités par la triple coloration de Flemming ou par l'hématoxyline au fer de Heidenhain. L'emploi de cette dernière méthode a parfois été précédé d'une fixation à l'alcool absolu.

Pour l'étude des corpuscules métachromatiques, nous avons fixé à l'alcool ou au picro-formol, puis coloré au bleu polychrome de Unna et regressé à la glycerinethermischung ; ces opérations ont été faites généralement sur un matériel débité en coupes minces.

noyaux dans le thalle de toutes les Mucorinées dont nous avons entrepris l'étude histologique (Pl. III, fig. 1-2).

Les chlamydospores de *Zygorhynchus Moelleri*, *Z. Bernardi*, etc., nous ont également fourni de nombreux noyaux (Pl. III, fig. 4). Comme nous ne reviendrons pas sur ces organes, disons que nous n'y avons jamais rencontré les fusions de noyaux signalées par Henckel (1905-1906).

La structure cénocytique est la règle dans l'appareil végétatif des Mucorinées tout comme dans celui des Vaucheries.

Les noyaux de la plupart des Mucorinées sont généralement d'assez petite taille ; leur grandeur ordinaire est de 1, 2 ou 3 μ . Ce n'est que dans des cas exceptionnels qu'ils atteignent une taille plus élevée : *Chaetostylum Fresenii* (Pl. III, fig. 2), est à ce point de vue une espèce privilégiée où les noyaux atteignent 10 μ de diamètre. Leur taille n'est d'ailleurs pas toujours la même dans une même espèce et dans une même région du thalle. A côté des noyaux géants de l'espèce précédente on trouve des noyaux beaucoup plus petits de 3 μ de diamètre.

Un noyau du thalle d'une Mucorinée se présente généralement sous la forme d'un corps sphérique, pourvu d'une membrane nucléaire, renfermant dans son nucléoplasme un nucléole central, excentrique ou latéral. Nous avons trouvé dans la même région d'un même filament des nucléoles dans ces trois situations (Moreau, 1911¹).

Parfois, dans des filaments âgés, le noyau se présente avec un nucléole arrondi et une masse chromatique moins colorée que le nucléole, plus grosse, située près de lui, parfois allongée dans le sens des mouvements du protoplasma ; nous rencontrerons d'autres exemples de cette plasticité du noyau.

Nous avons observé dans plusieurs espèces (*Mucor silvaticus*, *Zygorhynchus Moelleri*, *Chaetostylum Fresenii*) l'existence d'un centrosome (Pl. III, fig. 2-5-6). C'est un corpuscule chromatique situé le plus souvent au contact de la

membrane nucléaire, parfois à quelque distance d'elle, mais toujours à l'extérieur. La situation intranucléaire ou extranucléaire du centrosome ayant parfois été discutée, en particulier chez les Champignons, nous insistons sur sa condition nettement extranucléaire que nous avons plusieurs fois observée avec la plus grande certitude.

Cette structure du noyau des Mucorinées a été observée par nous des milliers et des milliers de fois : ce témoignage ne sera pas inutile quand nous aurons à réfuter plus tard les conclusions de Lendner (1908³) sur la cytologie du *Sporodinia grandis* où, selon lui, la structure des noyaux rappelle celle des dikaryons de R. Maire (1912).

Nous avons observé la division du noyau dans le thalle des Mucorinées ; elle se fait par voie directe ou amitotique et par voie indirecte ou mitotique.

Un noyau en voie d'amitose se présente sous la forme ordinaire d'une haltère dont les extrémités renflées s'éloignent au fur et à mesure que s'amincit le filet grêle qui les réunit. La figure 3, planche III, illustre les divers stades de cette division chez *Zygorhynchus Moelleri* ; nous les avons également observés chez *Circinella conica*, *Zygorhynchus Vuilleminii*.

La division directe se présente donc sous les aspects qui caractérisent une *diaspase* (Wasielewski, 1904).

Les figures de mitose sont plus difficiles à observer ; nous les avons pourtant rencontrées à plusieurs reprises chez *Mucor sylvaticus*, *M. hemalis*, *Phycomyces nitens*, *Zygorhynchus Moelleri* ; elles présentent les mêmes caractères chez toutes les Mucorinées ; il nous suffira de les décrire chez *Mucor sylvaticus*.

Au début de la division le centrosome se divise en deux (Pl. III, fig. 7), le nucléole et la membrane nucléaire disparaissent. Le stade de la plaque équatoriale (Pl. II, fig. 9) montre un fuseau étroit, long de 7 μ , présentant un centrosome à chacune de ses extrémités : en son milieu se

trouvent deux chromosomes. Chacun d'eux se dédouble et un stade ultérieur (Pl. II, fig. 10-11) montre quatre chromosomes se dirigeant deux par deux vers les centrosomes. Chaque paire contribue à la constitution d'un nouveau noyau. (Pl. II, fig. 12-13-14).

Des phénomènes identiques ont lieu pendant la division du noyau chez plusieurs autres Mucorinées, en particulier chez celles qui nous ont fourni les figures 15 à 26, planche III.

La division indirecte du noyau chez les Mucorinées se présente donc sous les traits d'une karyokinèse caractérisée par la présence d'un fuseau, de deux centrosomes, de deux chromosomes, et par l'absence de nucléole et de membrane nucléaire.

Avant nous, Lendner (1908 ³) a écrit que le noyau des Mucorinées renferme deux chromosomes ; cette observation ayant été faite chez le *Sporodinia grandis* sur un élément *qui n'est pas un noyau*, ainsi que nous le verrons plus loin, nous nous croyons autorisé à réclamer pour nous la priorité de la découverte des deux chromosomes dans le noyau des Mucorinées.

Avec les caractères que nous venons de lui reconnaître, la division du noyau chez les Mucorinées présente une physionomie spéciale parmi les modes de division qui ont été décrits chez les Champignons. En général, le nucléole persiste pendant la division (Harper, 1895, 1896, 1899 ¹, ², 1905 ; Stevens, 1899 ; Maire, 1902 ; Stevens F. L. et Stevens A. C. 1903 ; Davis, 1903 ; Dangeard, 1906 ; Olive, 1906) ; ici il disparaît de bonne heure. D'autre part, l'absence de membrane nucléaire est un caractère commun à la division chez les Mucorinées et au type de mitoses que réalisent les *Ancylistes* (Dangeard, 1903, 1906), les Urédinées (Dangeard et Sappin-Trouffy, 1895 ; M^{me} Moreau, 1913 ²) et les Basidiomycètes (Maire, 1902) ; il éloigne au contraire les Mucorinées des Ascomycètes et de la plupart des Siphomycètes.

Il est intéressant au point de vue de la recherche des facteurs qui déterminent la division du noyau de noter la simultanéité avec laquelle s'accomplit ce phénomène dans le mycélium des Mucorinées : dans une même région du thalle la plupart des noyaux offrent des figures de karyokinèse comme si tous à la fois avaient reçu du protoplasme la même impulsion.

Le phénomène a été observé bien des fois chez des êtres divers ; il nous suffira de rappeler le cas des Vampyrelles, celui du sac embryonnaire des Phanérogames, celui des jeunes filaments de *Cladophora*, les ondes de division qu'on a signalées chez les Vaucheries et dans le latex des racines d'*Euphorbia*, les mitoses conjuguées des *Arcella* et autres Diplozoaires, les divisions de l'anthéridie de *Sphaeroplea*, du sporange de l'*Hydrodictyon*, de l'anthéridie et de l'oogone de l'*Ancylistes* et des Péronosporées. Nous en retrouverons d'autres exemples au cours de ce travail.

Les mitoses conjuguées des Urédinées se rapportent au même phénomène ; il n'est pas besoin de considérer l'ensemble des deux noyaux de leur tronçon binucléé comme une unité biologique (dikaryon) pour expliquer la simultanéité de leur division.

En résumé, le trait le plus essentiel de l'organisation intime du thalle d'une Mucorinée est la condition cénocytique. De nombreux noyaux, dont nous avons analysé la structure à l'état de repos et aux divers stades de leur division, directe et indirecte, se rencontrent dans le protoplasma.

Cette structure est également celle de la plupart des Champignons inférieurs (Saprolégniées, Péronosporées, la plupart des Chytridinées) et nous serions tenté de la considérer comme primitive, si ce dernier groupe ne renfermait des représentants uninucléés possédant la structure probable de l'ancêtre commun à tous les Champignons inférieurs à structure cénocytique. Quoi qu'il en soit, celle-ci

est générale dans le thalle des Mucorinées et elle se retrouve dans les organes reproducteurs sexués et asexués. C'est en effet dans des cas rares et dans des circonstances exceptionnelles que les Mucorinées reviennent à la simplicité de structure de leurs ancêtres éloignés.

CHAPITRE II

LA REPRODUCTION ASEXUELLE.

Parmi les modes de reproduction des Mucorinées indépendants de la reproduction sexuelle nous distinguerons d'abord ceux qui ne sont qu'une simple multiplication, comparable à la formation d'une bouture, réalisés dans la production des *chlamydospores* et des *oidies* ; nous leur opposerons ceux qui aboutissent à la formation des organes disséminateurs désignés sous le nom de *spores*. Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier les formes productrices de *stylospores* et la question reste posée de savoir si ces organes doivent être interprétés comme des sporanges arrêtés dans leur développement. Aussi les spores proprement dites feront seules l'objet de ce chapitre.

Ces organes offrent chez les Champignons une double manière d'être : les unes sont endogènes ; elles prennent naissance à l'intérieur d'un sporange ou sporocyste. Elles sont surtout répandues chez les Champignons inférieurs, et leur forme la plus primitive est réalisée chez les Champignons aquatiques — Chytridinées, Saprolégniées — où elles se présentent comme des éléments mobiles, pourvus de cils, adaptés à la vie dans l'eau.

Chez les Champignons qui ont quitté le milieu aquatique — Mucorinées, Champignons supérieurs — les cils ont

disparu et les spores sont immobiles. Ce genre de spores, nées dans des sporanges, est très peu répandu chez les Champignons supérieurs où par contre domine une autre forme de spores, les spores exogènes plus spécialement nommées conidies. Celles-ci sont portées à la surface des filaments, parfois en grand nombre sur des organes renflés et souvent par l'intermédiaire de cellules spéciales ; ces différentes dispositions apparaissent comme l'expression de l'adaptation de ces éléments à la dissémination dans le milieu aérien.

En même temps que les Champignons quittaient le milieu aquatique leurs spores, nées dans des sporanges et munies de cils, perdaient leur mobilité. Les plus évolués des Champignons adaptés à la vie aérienne assurent leur dissémination par des spores externes ou conidies. Les spores externes apparaissent donc dans l'évolution postérieurement aux spores internes ; nous aurons à rechercher quels sont les liens qui unissent ces deux sortes de spores.

Elles se présentent le plus souvent, lorsqu'elles sont isolées, sous les mêmes aspects, mais la comparaison des organes qui les produisent — sporanges pour les spores internes, conidiophores pour les spores externes — nous fournira d'utiles enseignements pour rechercher leurs rapports de parenté.

Les Mucorinées se prêtent à cette étude : les unes ont des sporanges, les autres des conidiophores.

La présence de sporanges a d'abord été considérée comme générale chez les Mucorinées et longtemps on les a considérés comme l'élément essentiel de l'homogénéité de ces Champignons. On connaît aujourd'hui des Mucorinées certainement conidiennes et la ressemblance de leurs fructifications avec certaines fructifications des Champignons supérieurs est *l'un des meilleurs arguments* que cette étude de la reproduction apportera à la théorie du monophylétisme des Champignons.

Nous ferons donc l'étude histologique de quelques Mucorinées productrices de sporanges (*A*) ; puis nous étudierons quelques Mucorinées pourvues de conidiophores (*B*) ; enfin nous consacrerons une mention spéciale à quelques Mucorinées dont la condition endogène ou exogène des spores est encore controversée (*C*).

Nous chercherons à disposer ces divers types de fructification suivant des séries dont les différents termes représenteront les stades successifs de l'évolution des organes de reproduction asexuelle chez les Mucorinées. Cette étude de l'évolution de la reproduction asexuée chez ces Champignons est une excellente préparation à la compréhension des appareils de reproduction asexuée que nous offriront plus tard les Champignons supérieurs.

A. — *Mucorinées à sporanges.*

L'étude microscopique de quelques sporanges de Mucorinées a été faite dans un petit nombre de cas par Corda (1838), Van Tieghem et Le Monnier (1873), Van Tieghem (1875, 1876), Strasburger (1880), Busgen (1882), Léger (1896), Bachmann (1899), Harper (1899²), Swingle (1903). Harper, en particulier, a fait connaître dans deux espèces de Mucorinées les phénomènes histologiques de la formation de leurs spores. Dans les deux cas les spores mûres sont plurinucléées ; elles résultent de la fragmentation du protoplasme du sporange. Mais, tandis que chez le *Sporodinia* les fragments sont plurinucléés dès leur origine, chez le *Pilobolus* ils sont au début uninucléés et ne deviennent multinucléés que dans la suite ; Harper les désigne, dans leur état uninucléé, sous le nom de protospores ; les protospores deviennent spores par suite de la multiplication de leur noyau.

Nous trouverons chez quelques Mucorinées des formes

juvéniles de spores qui rappellent les protospores d'Harper et, chez d'autres, des spores qui, dès le moment de leur formation, sont plurinucléées. Par contre nous aurons à citer des cas où la spore est uninucléée quand elle est mûre, où le stade protospore est confondu avec l'état définitif.

1. *Circinella conica* Moreau (1913²).

Les *Circinella* sont des Mucorinées voisines des *Mucor* reconnaissables surtout à la forme circinée de leurs sporangiophores ; ceux-ci sont ramifiés en sympodes et ne présentent généralement pas de sporange terminal.

Le *Circinella* dont nous avons étudié les sporanges a été rencontré sur crottin d'éléphant du Museum d'Histoire naturelle ; c'est une espèce que nous avons décrite dans le *Bulletin de la Société mycologique de France* (1913²). C'est une *Circinella* de petite taille, qui forme sur les milieux usités pour la culture des Mucorinées un gazon blanc qui ne dépasse pas deux centimètres de hauteur. Son mycelium présente assez souvent des cloisons assez rapprochées.

Ses sporangiophores circinés supportent des sporanges ordinairement au nombre de cinq, six ou sept.

L'extrémité de la branche principale du sporangiophore est souvent stérile. A quelque distance de son extrémité le sporangiophore donne alors des branches porteuses de sporanges, les plus jeunes étant généralement les plus éloignées de l'extrémité, ou bien un seul rameau qui se ramifie en plusieurs branches sporangifères.

L'extrémité de la branche principale du sporangiophore est parfois occupée par un sporange ; cette particularité place notre *Circinella conica* parmi les *Circinella* (*C. mucoroides*, *C. spinosa*), qui forment une transition entre les *Circinella* où l'extrémité du sporangiophore est toujours stérile et les véritables *Mucor* où elle se termine toujours par un sporange.

Les pédicelles des sporanges sont souvent cloisonnés.

Le sporange est sphérique ; à maturité il a 50 à 70 μ de diamètre ; sa couleur est jaunâtre ; sa membrane est incrustée d'oxalate de chaux, à maturité elle se fracture dans l'eau laissant à la base du sporange une collerette persistante.

La columelle est un peu susjacent, parfois spinescente, à profil de fraise, elle a 30 à 50 μ de haut sur autant de large : le nom spécifique *conica* rappelle la forme conique de la columelle.

Les spores sont sphériques, de 6 à 10 μ de diamètre, lisses, incolores ou un peu bleutées.

Nous n'avons pas rencontré les zygospores.

Avec ces caractères *Circinella conica* se distingue de *C. umbellata* en particulier par sa petite taille, de *C. minor* par le nombre des sporanges plus élevé d'un même sporangiophore ; elle se rapproche assez de *C. aspera* ; cependant sa taille plus petite, la disposition différente des pédicelles fructifères sur le sporangiophore, la forme de la columelle jamais panduriforme nous empêche de la rapporter à cette espèce.

Nous nous bornerons ici à faire connaître les phénomènes histologiques de ses sporanges.

Le protoplasme qui remplit un jeune sporange renferme, parmi des vacuoles irrégulièrement distribuées, des noyaux de petite taille pourvus chacun d'un petit nucléole. Plus tard le protoplasme devient vacuolaire surtout vers le centre du sporange qui est parfois occupé par une grande vacuole (Pl. III, fig. 27).

La partie la plus externe du protoplasme fournira des spores, la partie interne restera stérile et deviendra la columelle.

Le processus de la formation des spores est la suite du phénomène de vacuolisation signalé plus haut ; les vacuoles deviennent irrégulières et séparent des fragments de protoplasme qui, après formation d'une membrane, deviennent

des spores (Pl. III, fig. 28). Leur séparation donne l'impression d'une rétraction du protoplasme dont les divers fragments restent quelque temps reliés les uns aux autres par des trabécules ; on croirait voir des amibes se séparer les unes des autres, restant quelque temps réunies par des ponts protoplasmiques qui s'amincissent et se rompent.

La contraction de chaque fragment de protoplasme se fait autour de chaque noyau, rarement autour de deux noyaux ; il paraît donc devoir se former des protospores comme dans le *Pilobolus* étudié par Harper. Dans chacune le noyau ne tarde pas à se diviser pour fournir des spores plurinucléées (Pl. III, fig. 29). Ces spores, polyédriques, sont pressées les unes contre les autres ; elles s'arrondissent à maturité.

Ainsi, la formation des spores chez *Circinella conica* débute par une phase amiboïde, se poursuit par la séparation du protoplasme en fragments dont chacun possède en son centre un noyau unique.

La formation des spores de *Circinella conica* n'est donc pas comparable à la formation des spores dans les asques ; nous verrons que cette remarque s'applique à toutes les spores des Mucorinées.

Pendant que se forment les spores, la columelle, qui a servi à leur nutrition, présente dans ses noyaux des phénomènes particuliers que nous étudierons en détail chez une autre espèce de Mucorinée, le *Rhizopus nigricans*. Disons seulement que nous avons rencontré dans la columelle de *Circinella conica* des cas de fusion de noyaux sans signification sexuelle dont une longue mention sera faite dans le paragraphe suivant consacré au *Rhizopus nigricans*.

2. *Rhizopus nigricans* Ehrenb. (1818, 1820).

Rhizopus nigricans est une des Mucorinées les plus communes ; il suffit d'abandonner sous une cloche à l'humidité un morceau de pain pour le voir en quelques jours se couvrir de Mucorinées parmi lesquelles on trouve presque à coup sûr le

Rhizopus nigricans. Nous verrons plus tard les conditions de la formation de ses zygospores. Ses sporanges s'obtiennent avec la plus grande facilité sur des milieux variés ; on sait qu'ils sont groupés en bouquets dont la base forme les rhizoïdes auxquels cette Mucorinée doit son nom générique ; de la base de chaque bouquet de sporanges naît un stolon qui va former plus loin de nouvelles fructifications. Il suffit de fixer la culture au moment où les sporanges, encore blancs, n'ont pas acquis la couleur noire à laquelle l'espèce doit son nom de *nigricans*, pour obtenir des sporanges à tous les stades de leur développement.

Le sporange de *Rhizopus nigricans* a été l'objet de recherches histologiques de la part de Swingle (1903) ; presque toujours nos observations concordent avec celles de cet auteur.

Un sporange de *Rhizopus nigricans* encore tout jeune renferme un protoplasma dense avec de nombreux noyaux, sauf dans une couche superficielle assez mince qui en est dépourvue (Pl. IV, fig. 1).

Plus tard, une différenciation se fait dans son intérieur ; son protoplasme présente alors, au-dessous de la couche périphérique sans noyaux, une zone plus importante où le protoplasme encore granuleux, dense, avec de rares vacuoles, contient de nombreux noyaux ayant la structure ordinaire des noyaux du thalle ; leur membrane nucléaire est nette et leur nucléoplasme renferme un nucléole central ou latéral (Pl. IV, fig. 2).

En s'avancant vers le centre du sporange on trouve une région de passage où le protoplasme devient moins dense, où les vacuoles sont plus nombreuses et moins régulières ; elle sert de transition à une région à protoplasme toujours granuleux, beaucoup moins dense que celui des régions périphériques, protoplasme que creusent souvent de larges vacuoles. Les noyaux de cette région ont des caractères spéciaux ; la plupart ne laissent pas distinguer de membrane

ni de nucléole ; le noyau tout entier prend les colorants nucléaires.

Cette différence entre la région centrale et la région périphérique s'accroîtra désormais. La première, stérile, deviendra la columelle lorsqu'une paroi l'aura séparée de la deuxième qui est la zone fertile aux dépens de laquelle se formeront les spores. Étudions successivement la destinée de chacune d'elles.

Dans la région interne, future columelle, le protoplasme, pourvu de mucorine, devient de moins en moins dense. Il est formé de trabécules lâches, surtout dans la partie centrale de l'organe ; ces trabécules s'allongent vers la base pour faire suite aux trabécules du pédicelle allongés suivant l'axe. Les noyaux sont souvent allongés dans le même sens ; ils sont très plastiques, comme le montre l'observation suivante :

Une columelle de *Rhizopus nigricans* ayant été blessée, le protoplasme a fait hernie par la fente de la membrane ; les trabécules protoplasmiques se sont disposés dans la hernie en rangées concentriques attestant les mouvements brusques qu'a dû subir le protoplasme au moment de l'accident. Les noyaux se sont allongés dans le sens de ces mouvements, plusieurs même se sont contournés en spirale, témoignant de leur grande plasticité.

Parmi les noyaux de la columelle les uns, répartis surtout à la périphérie, ont conservé la structure ordinaire ; les autres, la plupart, sont devenus chromatiques. Dans cet organe, destiné à mourir et qui est le siège d'un transport intense de substances nutritives du pédicelle vers la partie sporifère, les noyaux sont l'objet de phénomènes particuliers de division et de fusion nucléaires.

De très belles figures d'amitoses nombreuses ont été observées dans la columelle de *Rhizopus nigricans* (Pl. IV, fig. 3).

L'amitose atteint les noyaux entièrement chromatiques ;

ceux-ci s'étirent, prennent la forme bien connue d'une hal-tère dont les extrémités s'éloignent pendant que s'amincit le filet chromatique qui les réunit ; c'est une diaspase comme celle que nous avons signalée dans les filaments.

La signification du phénomène d'amitose a donné lieu à de nombreuses controverses. Les uns y voient le symptôme d'une déchéance du noyau dont, selon l'énergique expression de von Rath (1891), la division directe sonne le glas funèbre. Pour d'autres, l'amitose d'un noyau ne comporte pour lui aucune dégénérescence.

Dans le cas présent nous constatons que les columelles, où nous rencontrons des amitoses, sont des organes appelés à disparaître mais doués néanmoins d'une vie active puisqu'ils sont chargés de nourrir les spores en formation. Nous devons pourtant signaler la coexistence de ces amitoses avec des noyaux entièrement chromatiques présentant des aspects qu'on interprète parfois comme des figures de vieillesse ou de dégénérescence.

Non moins intéressante est la coexistence dans les mêmes columelles de noyaux qui se fusionnent (Pl. IV, fig. 3). Ils se placent par paires et s'accolent. Ils ont ensuite l'apparence d'un noyau à deux nucléoles ; ceux-ci se rapprochent et se fusionnent ; ce sont là tous les phénomènes qui se présentent dans les cas les mieux caractérisés de karyogamies sexuelles.

L'indépendance de ces fusions et de la sexualité est hors de doute, car nous ferons connaître plus tard de véritables fusions sexuelles dans l'histoire de *Rhizopus nigricans*. D'ailleurs, d'autres cas de fusions de noyaux, sans rapport avec la sexualité, ont été signalés par plusieurs auteurs (Strasburger, Tischler, Ernst, Rosenberg, Masee, Maire, Bonnet, Bashford et Murray, Samuels) et Némec en a provoqué expérimentalement la production. L'étude de ces divers cas est très intéressante, car elle peut nous donner les raisons qui causent la fusion des noyaux dans les cas de repro-

duction sexuelle, ou au moins les raisons pour lesquelles les karyogamies sexuelles se sont introduites dans le cycle évolutif des êtres vivants à l'origine de la sexualité.

Dans le cas que nous signalons retenons que les noyaux qui copulent dans la columelle des Mucorinées accompagnent des noyaux frappés d'amatose et aussi des noyaux entièrement chromatiques que leurs caractères font souvent interpréter comme des noyaux frappés de sénescence. Nous en retirons cette idée qu'à l'origine des karyogamies sexuelles les noyaux copulateurs peuvent avoir été des noyaux maladifs, vieilliss, fatigués. Cette vue est en accord avec celle qui reconnaît aux gamètes, à l'origine des cytogamies sexuelles, des caractères d'affaiblissement. La sexualité apparaîtrait ainsi à l'origine comme un phénomène d'ordre pathologique auquel le retour périodique dans le cycle évolutif aurait assuré le caractère normal que nous lui connaissons dans les êtres actuels.

Revenons maintenant à la partie sporifère, périphérique, du protoplasme du sporange. Elle est le siège, tout comme chez *Circinella conica*, de phénomènes de contraction qui, débutant à la périphérie, isolent des segments protoplasmiques ; ceux-ci forment des masses d'apparence amiboïde reliées par des trabécules ; ils renferment, dès l'origine, plusieurs noyaux (Pl. IV, fig. 4).

La paroi qui sépare la partie centrale de la région fertile se fait à ce moment, à moins qu'elle ne se soit formée plus tôt, avant toute contraction du protoplasma fertile ; les deux cas ont été rencontrés.

Les segments plurinucléés se séparent et chacun, s'enveloppant d'une membrane, devient une spore (Pl. IV, fig. 15).

Ce n'est qu'après la séparation des spores que se produit la substance intersporaire ; celle-ci n'est donc pas primitive comme l'admettaient les anciens auteurs ; elle n'est pas une portion du protoplasme périphérique restée stérile ; elle n'est pas comparable à l'épiplasma des Ascomycètes ; c'est

une substance inerte qui paraît être un simple exsudat des spores après leur formation.

3. *Rhizopus ramosus* Moreau (1913³).

Nous n'avons pas fait l'étude histologique de cette espèce de *Rhizopus* dont la description a été donnée dans le Bulletin de la Société botanique de France (1913³).

Elle ressemble assez à l'espèce précédemment étudiée par la couleur de ses spores et par leurs ornements (Pl. V, fig. 8). Cependant leur forme ovale, leurs dimensions réduites, la forme sphérique des columelles séparent suffisamment cette espèce du *Rhizopus nigricans* dont les spores sont de grande taille, anguleuses et dont les columelles sont hémisphériques.

Nous insisterons ici sur quelques-unes des particularités les plus remarquables de cette Mucorinée au point de vue de l'évolution de la reproduction asexuelle.

Elle doit son nom spécifique à la ramification habituelle de ses sporangiophores. (Pl. V, fig. 1-2-4-5-6-7). Ce caractère, qui est accidentel chez *Rhizopus nigricans* mais qui pourtant a été observé à plusieurs reprises par Le Roy Harvey (1907), Lendner (1908³) et nous-même, se trouve ici assez fréquent pour mériter de figurer dans la diagnose de cette espèce nouvelle.

Elle fournit, d'autre part, la raison d'être, l'origine de cette ramification. Pour la reconnaître, il nous suffira de parcourir les diverses figures qui représentent quelques-unes des formes que revêt la ramification du sporangiophore.

C'est parfois une simple ramification latérale d'un sporangiophore déjà crû qui porte à son extrémité un nouveau sporange (Pl. V, fig. 2). Le point de bifurcation du pied commun aux deux sporanges présente souvent un léger renflement (Pl. V, fig. 4).

Parfois plusieurs pédicelles naissent au même point d'un sporangiophore unique (Pl. V, fig. 1). Dans ce cas souvent

le point d'attache qui leur est commun est renflé (Pl. V, fig. 6). Dans bien des cas l'assimilation de ce renflement à un sporange avorté s'impose (Pl. V, fig. 7). Dans ces cas les plus typiques le sporange unique, porté par un sporangiophore simple, a commencé à se former comme il le fait d'habitude ; puis, avant que la séparation de la columelle ait lieu, il a poussé un ou plusieurs, jusqu'à quatre, pédicelles fructifères dont la tête renflée peut d'ailleurs subir le sort de la première (Pl. V, fig. 5). Il y a avortement de la tête sporifère et prolifération de nouveaux sporangiophores.

On passe de ce cas où l'explication de la ramification est immédiate à celui où une simple nodosité représente le sporange avorté (Pl. V, fig. 6), et, par son intermédiaire, au cas où aucune trace du sporange primitif n'a persisté. (Pl. V, fig. 1).

L'existence de nodosités sur le trajet des sporangiophores doit être également interprétée comme le vestige d'un renflement sporangial ayant manqué de devenir un sporange (Pl. V, fig. 3.)

De pareils phénomènes de prolifération se rencontrent encore dans des têtes d'*Aspergillus* (Dangeard, 1907) et de *Syncephalastrum* (Vuillemin, 1902) ; ils sont susceptibles d'expliquer les différents ports des fructifications des autres espèces de *Rhizopus* à sporangiophores ramifiés (*Rh. nodosus*, *Rh. parasiticus*, *Rh. arhizus*).

L'avortement de la tête sporangifère, et par suite le retard dans la formation des spores, n'est pas sans analogie avec les phénomènes d'avortement de gamétanges et de retard dans la fécondation que nous avons observés accidentellement chez les Vaucherias. Il n'est pas non plus sans rapport avec certaines formes de conidiophores que nous rencontrerons à la fin de ce chapitre et que nous retrouverons en étudiant la reproduction asexuelle des Champignons supérieurs.

4. *Phycomyces nitens* (Agardh, 1817), Kunze (1823).

Phycomyces nitens est une Mucorinée vraiment remarquable par les grandes dimensions qu'atteignent ses sporangiophores. Dans de bonnes conditions de nutrition ses sporanges sont portés par des pédicelles dont la hauteur atteint 30 centimètres ; à cause de cette taille élevée cette espèce a été à plusieurs reprises utilisée comme un matériel de choix dans les recherches de physiologie.

On lira plus loin les conditions de la production et la structure de ses zygosporos ; quant à ses sporanges, leur histoire ressemble à celle des sporanges de *Rhizopus nigricans* comme Swingle (1903) l'a déjà constaté.

Dans un tout jeune sporange de *Phycomyces nitens*, au moment où le protoplasme commence à s'accumuler dans le renflement terminal du sporangiophore, les noyaux nombreux qu'il renferme entrent en division. Ce phénomène nous a échappé dans les sporanges des autres Mucorinées, mais il est probable qu'il s'y produit comme chez le *Phycomyces nitens* (Pl. IV, fig. 6).

Les noyaux se divisent simultanément et présentent les divers stades que nous avons signalés en décrivant la division du noyau dans le thalle. C'est une mitose typique, avec un fuseau, deux centrosomes et deux chromosomes (Pl. III, fig. 16-17-18-19). La présence de deux chromosomes dans ces mitoses, comme dans celles du thalle, affirme qu'aucune réduction chromatique n'intervient dans les phénomènes préparatoires à la formation des spores.

Au moment où ces phénomènes se passent, le protoplasme d'une couche périphérique étroite est plus dense que celui du reste du renflement. Plus tard la zone dense prend de l'importance alors que le centre est occupé par un protoplasma plus clair, où les noyaux sont moins nombreux. Cette zone centrale est en rapport avec le pédicelle par une région de passage assez rapide où les vacuoles s'allongent et où

les trabécules grêles du protoplasma prennent déjà la forme allongée suivant l'axe qui s'accroît dans le pédicelle.

La région interne, à protoplasma clair, à noyaux rares, devient la columelle. La région périphérique, à noyaux nombreux et à protoplasma riche, fournit les spores.

Une paroi les sépare bientôt. La partie fertile se creuse alors de vacuoles irrégulières qui séparent des fragments protoplasmiques; ceux-ci s'isolent les uns des autres, comme dans les cas précédents, avec des aspects amiboïdes et, dès leur séparation, ils sont plurinucléés (Pl. IV, fig. 7). Après s'être entourés chacun d'une paroi ils deviennent des spores. Ce sont de grandes spores dans lesquelles on rencontre jusqu'à douze noyaux (Pl. IV, fig. 8).

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent dans la partie fertile, le protoplasme de la columelle s'appauvrit de plus en plus; dans un sporange mûr il présente souvent une grande vacuole centrale et renferme dans ses trabécules lâches de rares noyaux avec quelques cristaux de mucorine.

La reproduction asexuelle de *Phycomyces nitens* présente donc sensiblement les mêmes caractères que chez *Rhizopus nigricans*: il ne se fait pas de protospores uninucléées, les spores, dès le début, sont multinucléées. Le fait le plus intéressant que nous fait connaître l'étude de la reproduction asexuelle de *Phycomyces nitens* est l'existence de divisions dans le jeune sporange et leur identité avec celles que nous avons décrites dans le thalle.

5. *Mucor spinescens* Lendner (1908¹).

Ce *Mucor* doit son nom spécifique à cette particularité curieuse que présentent ses columelles d'avoir une paroi qui forme de petits prolongements épineux. Leur nombre est variable: le plus souvent nombreux (6 à 10) ils se réduisent parfois à un ou deux. Nous avons cherché par des semis successifs de cultures renfermant de moins en moins d'épines

sur les columelles à isoler une race à columelles à rares prolongements. Nous avons obtenu dans cette voie des résultats encourageants. Nous possédons dans nos cultures de *Mucor spinescens* une forme que nous désignons sous le nom de var. *unispinescens* où l'existence d'un seul prolongement épineux sur les columelles est la règle et où la production par la columelle de deux ou trois épines — en tout cas d'un nombre restreint d'épines — est une exception. Il s'agirait là d'un cas de variation mis en évidence grâce à la sélection et qui s'est fait dans des cultures productrices de sporanges à l'exclusion de zygospores.

Les sporanges de ce *Mucor spinescens* ne sont pas moins intéressants par leurs caractères histologiques que par ces observations d'ordre cultural.

Les Mucorinées dont nous avons étudié jusqu'ici la reproduction asexuelle nous ont toutes offert le même type de sporanges, en particulier le même mode de production des spores par formation de fragments protoplasmiques se séparant les uns des autres à la façon des fragments d'une amibe en voie de division. *Mucor spinescens* (1) nous offre une modalité différente dans le mode de formation de ses spores; peut-être est-elle en relation avec la condition le plus souvent uninucléée des spores de cette espèce alors que les espèces précédemment étudiées possèdent des spores multinucléées à maturité.

Il se sépare, comme dans les cas précédents, une partie stérile, interne, ou future columelle, et une partie fertile, périphérique, pourvue d'un protoplasma plus dense et de noyaux plus nombreux (Pl. VI, fig. 1). Portons spécialement notre attention sur cette dernière région.

Son protoplasme devient vacuolaire, et la confluence des vacuoles conduit à un stade où le protoplasme est disposé sui-

(1) *Mucor spinescens* a été obtenu comme impureté du semis d'une Algue du genre *Glæocapsa* croissant sur un Lichen.

vant des cordons allongés renfermant des noyaux plus ou moins régulièrement alignés (Pl. VI, fig. 2). Plus tard, le cordon s'étrangle par places de manière à former une série de nodosités qui rappelle la disposition des grains d'un chapelet dont chacun renfermerait un ou deux noyaux, rarement plus (Pl. VI, fig. 3). L'étranglement du cordon protoplasmique continuant les grains du chapelet s'individualisent, chacun devient une spore pourvue le plus souvent d'un seul noyau, parfois de deux, exceptionnellement de trois ou quatre (Pl. VI, fig. 4).

Les spores gardent quelque temps à l'intérieur du sporange la disposition en files qui trahit leur origine. Aucune substance intersporaire ne les sépare.

Il s'agit donc là d'un mode de formation des spores tout à fait nouveau et qui s'oppose nettement au cas où les spores jeunes offrent des aspects amiboïdes.

6. *Absidia glauca* Hagem (1907), *Absidia septata* van Tiegh. (1876), *Zygorhynchus Moelleri* Vuill. (1903).

Nous n'avons pas étudié dans le détail les phénomènes histologiques de la formation des spores d'*Absidia glauca* et d'*Absidia septata* (1). Nous les faisons figurer ici pour indiquer seulement la généralité de la condition uninucléée des

(1) Ces deux espèces et de nombreuses autres nous ont été fournies par la « Station centrale d'Amsterdam pour la culture des champignons ». Ce laboratoire, dirigé par M^{lle} Westerdijk assistée de M^{lle} Sluiter, conserve avec soin les cultures pures de Champignons qui lui sont envoyées et les livre à un prix modéré aux mycologues (3 fr. 15 pour les membres de l'Association internationale des botanistes, 6 fr. 30 pour les autres botanistes). Cette station, due à l'initiative de l'Association internationale des botanistes est destinée à rendre les plus grands services.

Les espèces suivantes relèvent de cette provenance : *Mucor genevensis*, *Zygorhynchus Moelleri*, *Z. Vuilleminii*, *Rhizopus nigricans* + et —, *Phycomyces nitens* + et —, *Absidia glauca*, *A. septata*, *A. Orchidis* + et —, *A. spinosa*, *Mortierella isabellina*, *Cunninghamella echinulata*, *C. Bertholletiae*, *Syncephalastrum cinereum* et *S. racemosum*.

spores d'*Absidia glauca* et sa fréquence chez *Absidia septata*.

Chez *A. glauca*, les spores sont toutes de petite taille et pourvues d'un seul noyau. Dans un jeune sporange nous avons cru reconnaître l'aspect de cordons protoplasmiques que nous avons étudié chez *Mucor spinescens* ; leur ténuité serait en rapport avec la petite taille des spores, mais nous ne donnons cette observation que sous toute réserve.

Chez *A. septata*, les spores sont de taille variable ; les plus petites sont uninucléées, les plus grandes renferment deux ou trois noyaux.

De même, chez *Zygorhynchus Moelleri* la règle est la structure uninucléée des spores ; exceptionnellement les plus grosses peuvent renfermer deux ou trois noyaux.

7. *Mortierella isabellina* Oudemans (1901).

Un des caractères essentiels des sporanges du genre *Mortierella* est l'absence de columelle : c'est là un trait fondamental qui éloigne, plus encore que la cortication de leurs zygosporos, les espèces du genre *Mortierella* de celles du genre *Mucor* et qui vaut au genre *Mortierella* d'être séparé dans une famille spéciale, celle des Mortiérellées, des autres Mucorinées, en particulier de la famille des Mucorées à laquelle sont rapportées les espèces dont nous venons d'étudier les sporanges.

L'étude histologique des sporanges de *Mortierella isabellina* ne laisse pas reconnaître la séparation du sporange en une zone fertile et une zone stérile.

Le jeune sporange renferme un grand nombre de noyaux : une cloison plane le sépare du pédicelle ; à son intérieur se forment de petites spores serrées les unes contre les autres et généralement uninucléées. La petitesse de ces éléments est un obstacle à l'étude approfondie de leur formation.

B. — *Mucorinées à conidiophores.*

Nous abordons maintenant l'étude de quelques Mucorinées, dont les organes de dissémination ne se forment plus à l'intérieur d'un sporocyste mais semblent avoir émigré à sa périphérie ; de spores ils sont devenus conidies.

Nous entendons ce terme dans son sens restreint, celui qu'il a généralement chez les Champignons supérieurs. Nous ne confondons pas avec les conidies les stylospores des Mortiérellées ; nous en distinguons également les « conidies » douteuses des *Syncephalis*, des *Syncephalastrum* et des *Piptocephalis*. Nous verrons un peu plus tard que ces prétendues conidies sont en réalité des spores internes différentes à vrai dire de celles qui nous ont occupés jusqu'ici et dont la véritable signification sera établie grâce aux Mucorinées dont nous entreprenons l'étude.

Ayant ainsi restreint le sens du mot conidie, nous allons étudier les conidies dans un genre de Mucorinées chez lequel elles se présentent sous une forme remarquablement typique, le genre *Cunninghamella*.

Cunninghamella echinulata Thaxter (1891, 1903) = *C. africana* Matruchot, (1903) et *Cunninghamella Bertholletiae* Stadel (1911).

Le nom générique de *Cunninghamella* a été donné par Matruchot (1903) à un Champignon qu'aurait pu recevoir le genre *Ædocephalum* mais que Matruchot a préféré rattacher aux Mucorinées. Le *Cunninghamella* ressemble en effet à une Mucorinée connue depuis longtemps sous le nom de *Choanephora* (Cunningham, 1878). A vrai dire on ne lui reconnaissait autrefois comme appareil reproducteur que des conidiophores semblables à ceux de *Choanephora*, et Matruchot aurait sans doute hésité à rattacher aux Mucorinées cette espèce purement conidienne s'il n'avait disposé

d'un argument d'une nature toute particulière. Après avoir établi que les *Piptocephalis* parasitent les Mucorinées à l'exception des autres Champignons, Matruchot réussit à obtenir le parasitisme d'un *Piptocephalis* sur un *Cunninghamella* et en conclut que ce dernier appartenait au groupe des Mucorinées. Ce faisant, il fut certes bien inspiré car, depuis, Blakeslee (1905) a confirmé d'une manière définitive l'attribution du genre *Cunninghamella* aux Mucorinées en découvrant ses zygospores.

Les Champignons dont nous nous occupons sont donc des Mucorinées dont la seule forme de reproduction asexuelle est un conidiophore d'apparence œdocéphalée.

Nous avons étudié la formation des conidies de *Cunninghamella echinulata* et *C. Bertholletia*.

Chez *Cunninghamella echinulata* le renflement qui supporte les conidies naît comme un sporange d'une Mucorinée banale, à l'extrémité d'un filament. Comme s'il s'agissait d'un sporange, son protoplasme renferme de la mucorine, de nombreux noyaux, et se sépare, comme s'il allait se former une columelle, en deux couches dont l'extérieure plus dense renferme des noyaux plus nombreux.

Cette tête renflée pousse autour d'elle de petits bourgeons réunis à elle par un fin stérigmate. Chacun devient une conidie (Pl. VI, fig. 5). Les noyaux de la périphérie de la tête du conidiophore traversent le stérigmate et se rendent dans les conidies. Chacune renferme à maturité de trois à huit noyaux (Pl. VI, fig. 6).

Des phénomènes sensiblement les mêmes ont lieu lors de la formation des conidies de *Cunninghamella Bertholletia* où cependant les noyaux sont un peu plus gros que dans l'espèce précédente (Pl. VI, fig. 7-8).

On assiste donc dans ces deux espèces à la migration du protoplasma et des noyaux dans un bourgeon externe ; au lieu de constituer des spores à l'intérieur de la tête renflée, le protoplasma et les noyaux forment des conidies à la périphérie.

Par le mode de formation de leurs spores les *Cunninghamella* sont des Mucorinées quelque peu aberrantes. Leurs conidiophores sont en tout semblables à certains conidiophores de Champignons supérieurs. Ce sont donc des Champignons dont la reproduction sexuelle est celle de Mucorinées banales mais que la reproduction asexuelle place au rang de Champignons plus évolués.

Les auteurs n'ont pas paru frappés par les rapports de parenté qu'implique pour les *Cunninghamella* et certains Champignons supérieurs la possession commune d'un même type de conidiophore.

Jusqu'ici les partisans de l'origine commune des Champignons supérieurs et des Champignons inférieurs se sont surtout fondés sur les ressemblances discutées des organes de la reproduction sexuée. La reproduction asexuée par conidiophores semblables dans les deux groupes nous paraît un argument puissant pour affirmer le monophylétisme des Champignons.

C. — Mucorinées à conidies douteuses.

Vuillemin (1902) a réuni sous le nom de Céphalidées trois genres de Mucorinées : *Piptocephalis*, *Syncephalis*, *Syncephalastrum*, que caractérise la présence de spores spéciales groupées en rangées rectilignes portées en grand nombre à la surface d'une tête renflée. Dans son esprit ce groupement est tout physiologique ; les formes qu'il renferme montrent une commune adaptation de leurs appareils reproducteurs à la dissémination de leurs spores par le vent.

Mais si cette explication de la forme particulière que présente leur appareil de reproduction asexuée est admise généralement, son interprétation est fort discutée.

Les Céphalidées sont considérées soit comme des Champignons à sporanges — Van Tieghem et Le Monnier (1873), Schröter (1886), Berlese et de Toni (1888), Thaxter (1897),

Mangin (1899), Vuillemin (1902) soutiennent cette opinion — soit comme des Champignons producteurs de conidies — c'est l'avis de Fresenius (1864), de Bary et Woronine (1866), Brefeld (1872), Eichler, A. Fischer (1892), Oudemans (1897), Schröter (1897).

Leurs spores sont considérées par certains auteurs comme des conidies, d'autres y voient des spores internes comparables aux spores formées dans des sporanges; d'autres enfin considèrent l'ensemble des spores d'une même rangée comme une conidie se fragmentant en articles.

Nous étudierons l'origine et la structure de ces éléments reproducteurs dans deux espèces de *Syncephalastrum* et nous proposerons pour eux une interprétation nouvelle qui nous a été suggérée par la comparaison des appareils qui les produisent, d'une part avec les conidiophores que nous venons d'étudier chez les *Cunninghamella*, d'autre part avec les conidiophores évolués que présentent les Champignons supérieurs.

Syncephalastrum cinereum Bainier (1907) et *Syncephalastrum racemosum* Cohn (1886).

Le genre *Syncephalastrum* a été créé pour des Céphalidées caractérisées par la ramification latérale de leurs appareils de fructification asexuelle. Il se distingue par là des *Syncephalis* dont les appareils sporifères sont simples généralement et des *Piptocephalis* dont les filaments fertiles sont plusieurs fois ramifiés selon le mode dichotome. On le voit, ce sont là des différences d'ordre secondaire, aussi les conclusions que nous déduirons de l'étude des *Syncephalastrum* seront-elles sans doute valables pour les deux genres voisins et l'interprétation que nous donnerons de la fructification asexuelle du premier genre s'appliquera sans doute aux deux autres.

Une tête sporifère de *Syncephalastrum* débute comme

celle d'une Mucorinée à sporanges ou comme celle d'un *Cunninghamella*. Il ne se fait point de spores à son intérieur mais elle pousse, comme chez un *Cunninghamella*, des bourgeons où passent du protoplasma et des noyaux (Pl. VII, fig. 1).

Exceptionnellement des bourgeons naissent sur un renflement latéral et non terminal (Pl. VII, fig. 4).

Les noyaux du renflement, en s'allongeant, traversent les stérigmates étroits qui relient les bourgeons à la tête renflée ; la figure 2, planche VII, montre divers stades de l'étirement de ces noyaux plastiques qui quittent la tête sporifère pour se rendre dans les bourgeons de la périphérie.

Parfois une vingtaine de noyaux émigrent ainsi dans les bourgeons qui se sont allongés perpendiculairement à la surface du renflement qui les porte.

Souvent le protoplasme du renflement se différencie en deux couches : une couche superficielle dense qui fournit les bourgeons et une couche interne à protoplasme moins abondant et creusée de grandes vacuoles (Pl. VII, fig. 3). Cette disposition est analogue à celle que nous avons observée chez les *Cunninghamella* dans le renflement du conidio-phore ; elle rappelle également la séparation du protoplasme du sporange en deux régions qui chez les Mucorinées à columelle précède la formation de cet organe.

Quand les tubes fructifères ont atteint leurs dimensions définitives les spores apparaissent à leur intérieur. Elles se font par une condensation du protoplasme en éléments sphériques ou elliptiques dont chacun est une spore.

Chaque spore renferme un ou plusieurs noyaux (Pl. VII, fig. 3) ; le plus souvent il y a un noyau unique dans chaque spore. Les spores s'individualisent toutes à peu près en même temps, ainsi que Thaxter (1897) l'a constaté chez un *Syncephalastrum* ; en tout cas, quand leur formation n'est pas simultanée, elle n'est ni centrifuge, ni centripète (Pl. VII, fig. 5-6-7-8-9).

Chacune des spores s'entoure d'une membrane propre

différente de celle du tube qui les renferme (Pl. VII, fig. 10-11).

La formation des spores à l'intérieur des tubes fructifères se fait de la même façon chez *Syncephalastrum cinereum* et chez *S. racemosum* (Pl. VII, fig. 11), elle doit être décrite comme une production de spores internes à l'intérieur d'une sorte de sporange allongé. Van Tieghem a comparé autrefois (1875) la formation des spores dans les tubes allongés des Céphalidées à la formation des spores des asques tubuleux des Pézizes. Nous voyons que la ressemblance est toute superficielle.

Chacune des spores des *Syncephalastrum* n'est pas une conidie car un tel organe est exogène par définition ; le sac qui les produit n'est pas non plus un véritable sporange homologue de celui des *Mucor*. Il nous paraît que les *Syncephalastrum* n'ont plus de sporange fonctionnel ; cet organe est représenté chez eux par la tête renflée qui supporte les baguettes sporogènes, de même qu'il est représenté chez les *Cunninghamella* par la vésicule qui supporte les conidies. La tête renflée des *Syncephalis* et des *Piptocephalis* mérite la même interprétation.

Nous trouvons une confirmation de cette manière de voir dans une observation de Vuillemin (1887) : il a constaté une ségrégation du protoplasme de la tête renflée du *Syncephalis intermedia* comme s'il s'agissait d'une formation de spores.

Vuillemin (1887) a laissé entrevoir des rapports entre les baguettes sporangiales et des conidies. C'est des conidies en effet que sont homologues les bourgeons producteurs de spores internes des *Syncephalastrum*. L'appareil reproducteur asexué de ces Mucorinées est donc un conidiophore mais un conidiophore plus évolué que celui des *Cunninghamella* auquel il ressemble dans sa période de jeunesse. Les éléments qui chez *Cunninghamella* sont des conidies ne jouent pas ce rôle chez *Syncephalastrum*, ce sont des cellules productrices de spores internes. La formation des éléments

reproducteurs asexués, qui a subi un premier retard lors de la transformation du sporange primitif en conidiophore à spores externes chez les *Cunninghamella*, subit, chez les *Syncephalastrum*, un nouveau retard par la production de spores internes à l'intérieur des éléments qui chez les *Cunninghamella* fonctionnent comme conidies.

Qu'on ne confonde pas notre interprétation avec celle de Brefeld qui assimile à une conidie la baguette sporogène des Céphalidées. Brefeld considère les spores de ces Champignons comme résultant d'une désarticulation d'une conidie, d'une fragmentation d'une conidie plurinucléée. Dans notre manière de voir la baguette sporogène des *Syncephalastrum* n'est pas une conidie ; elle dérive d'une conidie. Elle n'est pas plus une conidie que la tête renflée d'un conidiophore n'est un sporange ; elle fut à l'origine une conidie mais, par suite d'un retard dans la formation des éléments disséminateurs, cette conidie primitive a produit des spores à son intérieur.

Nous trouverons dans la troisième partie de ce travail des exemples analogues d'un pareil retard ; disons seulement pour le moment que la phialide des *Aspergillus* est tout à fait comparable à la baguette sporogène des *Syncephalastrum*. Les deux organes naissent comme une conidie ; l'un produit des spores à son intérieur, l'autre les émet à l'extérieur. Autrement dit, un tube sporogène de *Syncephalastrum* n'est pas autre chose qu'une phialide d'*Aspergillus* qui au lieu de produire des spores externes les produit à son intérieur, à la façon d'un sporange. La reproduction asexuelle des *Syncephalastrum*, et avec eux des Céphalidées, nous apparaît ainsi comme le résultat d'une longue évolution.

CHAPITRE III

LA REPRODUCTION SEXUELLE.

Les premières notions sur la reproduction sexuelle des Mucorinées remontent à 1829. A cette époque où les connaissances sur la sexualité des végétaux et des animaux étaient fort imprécises, Ehrenberg eut l'occasion d'observer la formation de la zygospore d'une Mucorinée, *Syzygites megasperma*, aujourd'hui connue sous le nom de *Sporodinia grandis*, et le mérite de lui attribuer une signification sexuelle. La formation des zygospores de *Sporodinia grandis* est le premier exemple connu de reproduction sexuelle chez les Champignons. C'est également le plus couramment cité ; grâce à la simplicité avec laquelle il se présente lorsqu'on n'envisage que ses manifestations extérieures, il est devenu un type classique de reproduction sexuelle dans les ouvrages élémentaires de botanique. On le compare généralement à la reproduction sexuée du *Spirogyra* ; on considère les ampoules qui mélangent leur contenu comme deux gamètes, la zygospore qui résulte de leur fusion est un œuf dont la formation est un cas typique d'isogamie.

La signification sexuelle qu'Ehrenberg attribuait aux zygospores de *Sporodinia* a trouvé une confirmation dans l'étude approfondie du mode de formation des zygospores des Mucorinées. Toutes ne sont pas le fruit d'une stricte

isogamie et il est possible de voir parfois des différences entre les branches copulatrices. Chez *Absidia* les fulcres que produisent généralement les deux suspenseurs peuvent n'exister que sur l'un d'entre eux ou bien leur formation peut être plus précoce sur l'un que sur l'autre. Chez le *Phycomyces* les suspenseurs portent des épines qui apparaissent plus tôt sur l'une des branches que sur l'autre. Ailleurs, les suspenseurs peuvent être inégaux. Les gamètes eux-mêmes peuvent différer par la taille ; le plus petit est alors défini comme gamète mâle, l'autre comme gamète femelle. Toutes ces différences, bien que légères le plus souvent, ont été considérées comme des indices de différenciation sexuelle entre les ampoules copulatrices.

Vuillemin (1886², 1887) a fait connaître une Mucorinée où l'hétérogamie est remarquable par sa constance, par la différence de taille qu'elle introduit entre les gamètes et par la différence de forme que présentent les suspenseurs. L'hétérogamie est assez marquée pour que cette espèce, désignée d'abord par Vuillemin sous le nom de *Mucor heterogamus*, soit devenue (Vuillemin, 1903) le type d'un genre nouveau, le genre *Zygorhynchus*, défini surtout par les caractères auxquels il doit l'hétérogamie de ses zygospores.

Cependant Vuillemin n'a pas voulu voir dans le caractère hétérogame de la zygospore de cette Mucorinée l'indication d'une différence sexuelle entre les branches copulatrices. Leur différence de taille est purement végétative. Leur union n'a que la valeur d'une simple anastomose comme il s'en fait souvent chez les Champignons supérieurs. L'existence des azygospores, en tout semblables aux zygospores sauf par la fusion des rameaux qui donne naissance à ces dernières, était un argument pour ceux qui doutaient de la nature sexuelle des zygospores. Bien plus, aux yeux de Vuillemin (1908), la différence de taille des prétendus gamètes de *Mucor heterogamus*, loin d'être une marque de différenciation sexuelle, était un acheminement vers la

suppression totale de l'un d'eux, c'est-à-dire vers la formation d'azygospores, d'organes manifestement dépourvus de sexualité.

Pour détruire les doutes qui se sont élevés sur l'existence de phénomènes sexuels bien caractérisés chez les Mucorinées, il a fallu le développement de deux techniques : la technique expérimentale et la technique histologique.

La technique expérimentale est l'œuvre de Blakeslee (1904^{1,2}). Blakeslee a montré que les zygospores sont le résultat d'un acte sexuel et il a fixé dans une large mesure les conditions de leur production.

Un certain nombre de Mucorinées forment facilement leurs zygospores sur des milieux divers. Toutes les fois qu'elles se trouvent dans des circonstances convenables, la production des zygospores a certainement lieu. C'est le cas du *Sporodinia grandis* : tout thalle de *Sporodinia grandis* placé sur mie de pain ou carotte, vers 20°, formera des zygospores. Une spore unique, isolée, de *Sp. grandis* semée dans les mêmes conditions fournit un mycélium sûrement producteur de zygospores.

Chez d'autres Mucorinées la production des zygospores est entourée de grandes difficultés, c'est un phénomène capricieux qui échappe, semble-t-il, à tout déterminisme. Ainsi, de Bary (1866) a obtenu des zygospores de *Rhizopus nigricans* en semant des spores de cette Mucorinée dans un bocal clos renfermant du pain humide. Le procédé ne réussit pas toujours ; on n'est pas assuré de voir apparaître des zygospores quand on sème dans ces conditions soit des spores soit un mycélium de *Rhizopus nigricans*. Quand on sème une spore isolée on n'en obtient jamais.

Les Mucorinées se partagent donc en deux grandes catégories : les unes, du type de *Sporodinia grandis*, sont susceptibles de donner des zygospores quand on sème sur un milieu convenable une spore unique ; elles sont dites *homothalliques*. Les autres, dites *hétérothalliques*, sont du type

de *Rhizopus nigricans* ; elles ne donnent jamais de zygosporos par le semis d'une spore unique sur quelque milieu que ce soit. La culture du mycélium issu d'une spore unique de *Rhizopus nigricans* ne renfermera jamais de zygosporos, pas plus que toute culture issue d'elle obtenue en repiquant des fragments de mycélium ou en semant des spores qu'elle aura produites. Toutes ces cultures qui ont à leur origine une spore unique sont vouées à la stérilité.

Supposons que nous ayons réalisé une collection de telles cultures stériles obtenues avec des spores isolées de provenances diverses. Prenons deux de ces cultures stériles, empruntons à chacune un fragment de mycélium, une spore ou un groupe de spores, que nous placerons ensemble dans un tube de culture stérilisé. Répétons l'opération avec des milieux divers et en groupant deux par deux nos cultures stériles de toutes les manières possibles. Nous réunirons ainsi, dans des conditions variées, des thalles d'origine différente, provenant de deux spores de *Rhizopus nigricans*. Dans quelques-unes de ces dernières cultures nous aurons peut-être quelque chance de voir apparaître des zygosporos ; il a suffi, pour provoquer leur formation, de mettre en présence deux mycéliums particuliers, d'origine différente. Reprenant alors les deux cultures stériles, d'où sont venus les mycéliums dont la rencontre était nécessaire à la formation des zygosporos, nous aurons entre les mains deux formes de *Rhizopus nigricans* incapables, isolées, de donner des zygosporos mais susceptibles d'en produire quand elles sont mises en présence.

On peut croire, avec Blakeslee, que ces deux formes correspondent à deux sexes qui, séparés, restent stériles et qui ne trouvent un terme à leur stérilité qu'en s'unissant entre eux.

Toutes les Mucorinées hétérothalliques comprennent deux races dont les mycéliums ne produisent de zygosporos qu'autant qu'ils sont réunis. Ces deux races sont à peu près

identiques l'une à l'autre ; elles présentent cependant de faibles différences morphologiques dont les premières avaient été vues déjà par Blakeslee mais qui sont surtout connues par le travail de M^{lle} Korpatewska (1909). Toutefois ces différences morphologiques sont toujours peu importantes et sont le plus souvent d'ordre cultural ; le dimorphisme des ampoules copulatrices n'est pas l'expression morphologique de cette sexualité d'ordre presque exclusivement physiologique. Bien plus, des espèces où l'hétérogamie est très accusée, comme les *Zygorhynchus*, appartiennent à la catégorie des Mucorinées homothalliques, où elles coudoient des Mucorinées isogames comme *Sporodinia grandis*, alors que des formes isogames, chez lesquelles aucun indice de différenciation sexuelle n'a été relevé par les morphologistes, voisinent avec des formes hétérogames dans les Mucorinées hétérothalliques.

Chez ces dernières, les deux sexes empruntent des formes identiques que des cultures issues de spores isolées permettent de séparer et que l'expérience seule permet de reconnaître. Les mots du langage courant nous manquent pour exprimer les caractères de cette sexualité cachée qui défie le morphologiste et qui violente les idées du physiologiste sur la nature des phénomènes sexuels. Les mots mâle et femelle ne convenaient pas pour désigner les deux thalles dont la rencontre permet la production des zygosporos, Blakeslee leur a donné les noms + et —.

Ayant imposé arbitrairement les noms de + et — à deux thalles de sexes différents d'une espèce de Mucorinées, il est possible de connaître le signe qu'il convient d'attribuer à une culture stérile de cette Mucorinée. Donne-t-elle des zygosporos avec la culture type de signe +, elle doit recevoir le signe — et inversement.

Le même procédé est valable pour une Mucorinée hétérothallique quelconque dont on aura séparé les deux sexes. Mise en présence d'une culture d'une espèce différente dans

des conditions diverses, ou bien elle restera stérile — elle recevra alors le signe de la culture étalon — ou bien la rencontre de celle-ci et de la culture en expérience produira un commencement de formation de zygosporé sans fusion des deux rameaux : il se fera ce qu'on a appelé des « hybrides imparfaits », auquel cas la culture en expérience recevra le signe contraire de celui de la culture témoin.

On peut dire que les Mucorinées hétérothalliques possèdent des thalles de deux sortes, affectés des signes + et —, capables de donner, quand on les met en présence, des hybrides imparfaits si les Mucorinées sont d'espèces différentes, des zygosporés si elles sont de même espèce.

Les Mucorinées homothalliques sont considérées comme affectées à la fois des signes + et —.

Mais si remarquables que soient les résultats apportés par Blakeslee à la connaissance de la sexualité chez les Mucorinées, ils ne font connaître que les circonstances dans lesquelles se font ou ne se font pas certaines anastomoses qui sont le prélude de phénomènes sexuels. Le phénomène sexuel profond échappe à cette technique tout extérieure ; il est d'ordre histologique.

Indiquons rapidement les tentatives successives, le plus souvent infructueuses, que les histologistes ont faites pour reconnaître, dans les zygosporés des Mucorinées, les phénomènes intimes de la sexualité.

Le caractère multinucléé des zygosporés de Mucorinées fut établi par Istvanffi (1889, 1895), puis par Dangeard et Léger (1894 ¹, ²). Puis vinrent les recherches de Léger (1895 ¹, ², 1896), Grüber (1901), Namyłowski (1906), Dangeard (1906), Lendner (1908, ², ³), Grüber (1912), McCormick (1912), enfin les nôtres (1911, ¹, ², ⁴, 1912 ¹, 1913 ¹).

Les discussions que soulèvent les observations, le plus souvent discordantes, de ces auteurs trouveront mieux leur

place dans chacun des paragraphes qui seront consacrés à l'étude des espèces en litige. Nous les indiquerons dans les pages qui suivent au cours de l'exposition des résultats que nous a fournis l'étude histologique des zygosporos de plusieurs espèces de Mucorinées.

1. *Mucor sylvaticus* Hagem (1907).

Mucor sylvaticus est une Mucorinée des forêts. Hagem l'a trouvée pour la première fois dans de la terre prise dans un bois de pins près de Christiana. Lendner (1908 ³) l'a retrouvée dans le sol des bois en Savoie.

Nos cultures ont été obtenues du semis d'un *Borrera* récolté dans la forêt de Fontainebleau aux environs de Bois-le-Roi. Elles ont fourni en abondance des zygosporos sur des milieux divers, en particulier sur carotte : au bout de quelques jours les zygosporos déjà noirâtres apparaissent sur le mycélium aérien, tout près du substratum, spécialement au voisinage des parois du tube de culture. Les sporanges et les chlamydosporos ne sont pas rares. Enfin le mycélium, dans nos cultures, a présenté en abondance les renflements caractéristiques de cette espèce.

La facilité avec laquelle nous avons obtenu les zygosporos nous a permis d'entreprendre sur cette espèce l'étude de la reproduction sexuelle. Elle offre pour étudier des zygosporos un matériel assez favorable et nous avons pu faire une étude assez complète des noyaux dont des notes préliminaires ont fait connaître les résultats essentiels (Moreau, 1911 ²).

Une jeune zygosporos, peu après la disparition de la membrane mitoyenne qui permet la fusion des deux ampoules copulatrices qu'elle séparait, se présente avec un protoplasma creusé de vacuoles et un certain nombre de noyaux variable avec les zygosporos (Pl. VIII, fig. 1). Ces noyaux présentent la même structure que les noyaux du thalle (Pl. III, fig. 6) auquel ils appartenaient peu auparavant :

un nucléoplasme, limité par une membrane, renferme un nucléole central ou latéral.

Leur structure change bientôt. Ils offrent tous à la fois des phénomènes de division par *karyokinèse*. La simultanéité de ces phénomènes n'est pas rigoureuse, de sorte qu'on peut, dans une même zygospore, en suivre toutes les phases. A côté de noyaux encore au repos on trouve des noyaux présentant deux points chromatiques aux extrémités d'un même diamètre ; ce sont sans doute les deux centrosomes qu'on retrouve nettement caractérisés à un stade ultérieur ; ils occupent alors les deux extrémités d'un fuseau sur les filets achromatiques duquel se trouvent deux chromosomes (Pl. III, fig. 8). A ce stade de la plaque équatoriale le noyau est dépourvu de membrane nucléaire et de nucléole. Plus tard les deux chromosomes se divisent en deux et le fuseau se présente alors avec quatre chromosomes se dirigeant par paire vers les extrémités. Ils rejoignent bientôt les centrosomes et chaque couple prend part à la constitution d'un nouveau noyau. Les deux noyaux ainsi obtenus reprennent la structure du noyau qui leur a donné naissance.

Cette mitose a tous les caractères de celles que nous avons décrites dans le thalle (Pl. III, fig. 7-9-10-11-12-13-14) ; notons seulement que le fuseau est moins long que celui de ces dernières.

Un peu plus tard le protoplasme devient plus dense ; à la structure alvéolaire succède une structure réticulée ou réticulée-alvéolaire (Pl. VIII, fig. 2-3). A ce moment la plupart des noyaux que renferme la zygospore se placent par paires et se rapprochent. Arrivés au contact, ils se fusionnent. Ils se présentent alors avec l'aspect très caractéristique d'un noyau ordinairement allongé pourvu de deux nucléoles. Pendant que le noyau s'arrondit les deux nucléoles viennent au contact et se fusionnent à leur tour ; on obtient ainsi un noyau unique plus gros que chacun des deux noyaux copulateurs.

Nous touchons là le phénomène capital de la reproduction sexuelle : la zygospore des Mucorinées est le siège de *fusions nucléaires multiples* dont chacune est une *karyogamie sexuelle*.

En même temps que la plupart des noyaux prennent part à ces fusions sexuelles, d'autres, en petit nombre, voient leur taille diminuer ; on ne les retrouvera bientôt plus dans le protoplasme que sous forme de points chromatiques ; ce sont des noyaux frappés de *dégénérescence*. (Pl. VIII, fig. 2-3-4-5-6).

Une zygospore qui présente ces phénomènes de fusions de noyaux et de dégénérescence nucléaire n'est plus une toute jeune zygospore : sa paroi commence à se couvrir d'épaississements brunâtres qui, plus tard, en s'étendant l'entoureront d'une coque épaisse.

Ces phénomènes sont d'ailleurs lents ; ce n'est pas tous à la fois que les noyaux copulateurs se placent par paires et se fusionnent ; ce n'est pas non plus tous en même temps que les autres noyaux sont frappés de dégénérescence. Les mêmes phénomènes se poursuivent pendant que vieillit la zygospore, que s'épaissit son enveloppe épaisse et que la structure réticulée de son protoplasma fait place à une structure alvéolaire.

A ce moment la zygospore renferme trois sortes de noyaux : des noyaux de grande taille, qui sont des noyaux résultant d'une fusion, des noyaux de taille moyenne parfois par paires, qui sont des noyaux encore dans leur état primitif, enfin de tout petits noyaux, vestiges de noyaux atteints de dégénérescence.

Plus tard, en dedans de la couche épaisse, se dépose une membrane épaisse ; celle-ci mérite le nom d'endospore qui l'oppose à l'exospore qu'elle vient doubler intérieurement et contre laquelle elle s'applique intimement en épousant les détails de sa face interne.

La zygospore vieillie ne renferme plus que des noyaux

de fusion dont chacun se présente avec deux masses chromatiques : l'une, petite, arrondie, est le nucléole ; l'autre, moins colorée, à contours moins réguliers, représente la chromatine du nucléoplasme. Ce sont ces noyaux qui, plus tard, donneront naissance aux noyaux du thalle, ou du sporange, qui résultera de la germination de la zygospore.

En parcourant l'histoire de la zygospore de *Mucor sylvaticus* nous avons rencontré des phénomènes nucléaires divers : des mitoses d'abord, puis, simultanément, des fusions et des dégénérescences.

Des phénomènes semblables ont été décrits par Dangeard (1906 ¹, ²) dans la zygospore de *Mucor fragilis*. Les mitoses ont été soupçonnées par lui à la suite de numérations de noyaux dans la jeune zygospore et dans des zygospores plus vieilles. En les décrivant en détail nous confirmons ces présomptions.

Quant aux fusions et aux dégénérescences de noyaux, elles offrent les mêmes caractères chez *Mucor sylvaticus* que celles que Dangeard a décrites chez *Mucor fragilis*. L'histoire de la reproduction sexuelle de *Mucor sylvaticus* concorde donc dans ses traits généraux avec celle de *Mucor fragilis*, aussi la zygospore de *Mucor sylvaticus* est-elle sans doute susceptible de l'interprétation que Dangeard a donnée de la zygospore de *Mucor fragilis*.

Avec Dangeard, nous considérons les deux articles copulateurs qui s'unissent pour former une zygospore comme deux gamétanges. Ils renferment un grand nombre de noyaux. Ceux-ci ne sont pas véritablement des noyaux sexuels ; ils ne possèdent cette qualité qu'après la mitose qui précède leur fusion. A ce moment les deux gamétanges ont déjà mélangé leurs protoplasmes. A aucun moment ils n'individualisent leurs gamètes ; ceux-ci sont indivis dans la masse du protoplasme de la jeune zygospore ; chacun est représenté par un noyau sexuel. Parmi ces noyaux, les uns, en petit nombre, dégèrent ; les autres se fusionnent par

paires comme ils l'auraient fait après l'union des gamètes si ceux-ci s'étaient unis hors de la zygospore.

La zygospore de *Mucor sylvaticus* résulte donc, comme l'oospore des Péronosporées (cf. en particulier Stevens, 1899, 1901) et de certaines Saprologéniées (cf. en particulier Miyake, 1901), de la fusion de deux gamétanges. La comparaison se poursuit assez loin puisque des fusions de noyaux et des dégénérescences nucléaires ont lieu dans les deux cas et que nous avons découvert chez *Mucor sylvaticus* des mitoses comparables à celles qu'on connaît depuis longtemps chez les Péronosporées et les Saprologéniées. Cependant ces dernières ont lieu dans les gamétanges eux-mêmes, avant leur union ; des gamètes pourraient encore se séparer autour des noyaux sexuels comme ils le font parfois chez les Saprologéniées (Trow, 1904 ; Claussen, 1908). Chez les Mucorinées les noyaux sexuels sont mis en présence au sein d'un protoplasme commun dès le moment de leur formation ; la fusion des gamétanges précède la formation des noyaux des gamètes.

Les mitoses que nous avons décrites chez *Mucor sylvaticus* présentent encore quelque dissemblance avec celles des Péronosporées et des Saprologéniées. Dans ces derniers cas elles sont simultanées ; elles le sont moins strictement chez les Mucorinées : peut-être faut-il attribuer à l'hétérogénéité que le protoplasme des zygospores doit à sa double origine l'imperfection du synchronisme de leurs mitoses.

Malgré ces différences les mitoses de *Mucor sylvaticus* semblent homologues de celles des Péronosporées et des Saprologéniées et doivent recevoir la même interprétation.

Les auteurs n'ont pas donné de bonne explication de ces mitoses chez les Péronosporées et les Saprologéniées. La plus précise, indiquée par Trow (1904), à propos de *Achlya de Baryana* et *A. polyandra*, consiste à les considérer comme des mitoses réductrices précédant la fécondation comme celles qui préludent, chez les animaux supérieurs, à

la formation des gamètes. Cette interprétation a été discutée. La similitude des figures de division que nous avons décrites dans le thalle de *Mucor sylvaticus* et dans la jeune zygosporé de la même espèce nous autorise à rejeter cette explication chez les Mucorinées et sans doute aussi chez les Péronosporées et les Saprologniées.

Une comparaison de ce qui se passe dans ces trois familles avec les phénomènes de gamétangie que nous ont offerts les Vaucherias nous conduit à une interprétation des mitoses préliminaires de la formation des noyaux sexuels en conformité avec les règles générales de l'évolution de la reproduction.

Les gamétanges des Vaucherias sont semblables, au début, à ceux des Mucorinées ; nous avons vu que le gamétange mâle conserve des caractères primitifs, mais que le gamétange femelle n'individualise pas ses gamètes ; c'est à lui que doivent être comparés les gamétanges des Mucorinées. Comme chez les Mucorinées certains noyaux sexuels sont sacrifiés et dégénèrent. A vrai dire la dégénérescence est plus importante puisqu'elle n'épargne qu'un seul noyau, mais nous verrons chez d'autres Mucorinées des phénomènes accentués de dégénérescence.

Chez les Vaucherias les noyaux qui dégénèrent et le noyau sexuel fonctionnel sont les noyaux primitifs du gamétange. Chez *Mucor sylvaticus* les noyaux sexuels résultent d'une mitose qui atteint les noyaux primitifs des gamétanges. La formation des noyaux sexuels paraît donc chez les Mucorinées l'objet d'un retard quand on la compare à celle des Vaucherias.

De pareils retards ne sont pas nouveaux pour nous ; l'étude de l'évolution de la reproduction asexuée nous en a déjà fourni des exemples ; c'est à un tel retard qu'est due la formation du conidiophore de *Cunninghamella* aux dépens d'un sporange, la formation des baguettes de *Syncephalastrum* aux dépens des conidies d'un conidiophore œdocéphalé.

Ce retard dans la production des éléments reproducteurs que nous voyons pour la première fois s'établir d'une façon régulière dans l'évolution de la reproduction sexuée est aussi celui qui, chez les Champignons supérieurs, a causé la formation des gamétophores.

Un gamétange de Péronosporée, de Saprolégnée, les deux gamétanges unis dans une zygospore de Mucorinée nous apparaissent ainsi comme des ébauches des gamétophores des Champignons supérieurs.

Quoi qu'il en soit, un fait essentiel domine l'histoire de la reproduction sexuelle de *Mucor sylvaticus* : ses zygospores résultent de l'union de deux gamétanges plurinucléés. L'étude d'autres espèces de Mucorinées nous montrera que ce caractère est général et doit être considéré comme un des éléments les plus importants de l'homogénéité de la famille des Mucorinées.

2. *Mucor hiemalis* Wehmer (1903).

Mucor hiemalis se rencontre dans la nature dans des conditions assez particulières : il joue un rôle important dans la transformation des cellules parenchymateuses du chanvre lors du rouissage. Il paraît d'ailleurs pouvoir s'adapter à des conditions de vie variées, car Hagem (1907) le signale en Norvège dans la terre des forêts et les marécages et Lendner (1908³) l'a rencontré dans des boues glaciaires à Tête-Rousse et au glacier des Bossons (Mont-Blanc). Les cultures que nous a envoyées la station d'Amsterdam sont d'origine norvégienne.

Mucor hiemalis est une espèce où l'hétérogamie est assez marquée par la différence de taille que présentent les gamétanges. Elle offre un matériel d'étude assez favorable aux recherches histologiques malgré les corpuscules métachromatiques que renferment parfois ses zygospores ; les noyaux y sont peu nombreux et de grande taille.

Mucor hiemalis nous a présenté sensiblement les mêmes phénomènes que *Mucor sylvaticus* :

Au moment où les noyaux se disposent par paires le protoplasme est réticulé-vacuolaire avec des trabécules granuleux (Pl. IX, fig. 1). Plus tard, il renferme de gros noyaux qui sont des noyaux de copulation ; d'autres, plus petits, qui sont des noyaux non copulés ; quelques-uns sont déjà deux par deux ; enfin d'autres sont en dégénérescence (Pl. IX, fig. 2). Nous avons une fois rencontré deux de ces noyaux dégénérés l'un près de l'autre simulant une copulation et attestant ainsi leur complète homologie avec les noyaux fonctionnels que la dégénérescence a épargnés.

De petits noyaux dégénérés persistent pendant quelque temps, mais quand la zygospore est vieille elle ne renferme plus que des noyaux de copulation.

Pendant que ces phénomènes se passent, la zygospore acquiert les ornements de son exospore.

Quand une endospore épaissie double l'exospore épineuse les noyaux ont la structure des noyaux âgés de la zygospore de *Mucor sylvaticus* (Pl. IX, fig. 3).

L'histoire de la zygospore de *Mucor hiemalis* est donc identique à celle des zygospores de *Mucor fragilis* et de *M. sylvaticus* ; chez *Mucor hiemalis* l'hétérogamie n'a changé en rien les phénomènes essentiels de la reproduction sexuelle.

Nous ignorons la condition homothallique ou hétérothallique des zygospores de *Mucor fragilis*, mais nous avons obtenu les zygospores de *Mucor hiemalis* en mettant en présence les deux races + et — ; *Mucor sylvaticus* est aussi hétérothallique d'après Hagem (1908).

Mucor genevensis, dont nous allons étudier maintenant les zygospores, est homothallique.

3. *Mucor genevensis* Lendner (1908¹).

Mucor genevensis est encore une Mucorinée du sol et, au dire de Hagem (1910), l'une des plus rares.

C'est, comme l'espèce précédente, une Mucorinée hétérogame. Bien que nous n'ayons pas fait une étude approfondie de cette espèce de *Mucor* nous pouvons dire que, ici encore, des phénomènes de fusion et de dégénérescence nucléaires atteignent les noyaux d'abord identiques de la jeune zygosporé (Pl. IX, fig. 5). Les noyaux de la zygosporé âgée ont la même structure que les noyaux âgés des espèces précédentes (Pl. IX, fig. 6).

Les corpuscules métachromatiques sont abondants dans cette espèce (Pl. IX, fig. 4).

Il y a donc une ressemblance complète entre les zygosporés de plusieurs espèces de *Mucor* : nous avons choisi à dessein des espèces isogames et des espèces hétérogames, des formes homothalliques et des formes hétérothalliques pour montrer que ces manifestations extérieures de la sexualité n'ont aucun retentissement sur les phénomènes intimes dont les zygosporés sont le siège.

4. *Sporodinia grandis* Link (1824).

Le *Sporodinia grandis* est une Mucorinée commune à l'automne sur les Champignons supérieurs en décomposition ; c'est une des plus anciennement connues et nous avons dit déjà la place importante qu'elle tient dans l'histoire de la connaissance des phénomènes sexuels chez les Thallophytes. Elle représente, en effet, sous son nom ancien de *Syzygites megalocarpus*, le premier Champignon dans lequel on ait reconnu des phénomènes relevant de la sexualité.

Sporodinia grandis doit à la facilité avec laquelle il forme ses zygosporés dans des conditions diverses d'avoir été maintes fois étudié, soit par les botanistes descripteurs, soit par les histologistes, soit par les biologistes qui ont étudié les conditions de sa végétation.

Considéré au point de vue de sa reproduction sexuelle c'est, nous l'avons vu, le premier exemple connu, et le plus

fréquemment cité, de reproduction par œufs chez les Mucorinées et chez les Champignons. Pourtant nos connaissances sur l'histologie de ses zygosporos sont fort incertaines si on en juge par le désaccord qui règne entre les auteurs qui en ont tenté l'étude.

Dangeard et Léger (1894²), Istvanffi (1895), établirent le caractère multinucléé de la zygosporos de *Sporodinia grandis* sans réussir à trouver dans la structure intime de cette zygosporos aucun phénomène de nature sexuelle.

Les résultats obtenus ultérieurement par Léger (1895¹,² 1896) ont été accueillis avec la plus grande circonspection par la plupart des histologistes.

Ils furent formellement démentis par Istvanffi, Dangeard, Grüber (1901), Blakeslee; les méthodes de Léger furent discutées avec sévérité par Harper et, quelques années après le travail de Léger, Davis voulant comparer les Mucorinées aux groupes voisins, au point de vue des phénomènes histologiques de leur reproduction sexuelle, avouait l'ignorance des mycologues en ce qui concernait les Mucorinées.

La découverte des phénomènes intimes de la reproduction sexuée chez les Mucorinées était liée à l'emploi des techniques histologiques les meilleures. C'est en 1906¹ que Dangeard a fait connaître les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle chez deux espèces de Mucorinées : *Mucor fragilis* et *Sporodinia grandis*. Les rameaux copulateurs sont envisagés comme des gamétanges et chacun de leurs noyaux représente un gamète. Les noyaux des deux gamétanges étant mis en présence dans la jeune zygosporos ils se fusionnent deux par deux à l'exception d'un certain nombre d'entre eux qui, n'ayant pas trouvé à copuler, disparaissent par dégénérescence.

Depuis, Lendner (1908²,³) a repris l'étude histologique de *Sporodinia grandis*. Il n'y a pas constaté les phénomènes de fusions multiples et de dégénérescence de noyaux qu'a

décrits Dangeard. Pour lui, la fusion a lieu seulement entre deux gros noyaux dont chacun tire son origine de l'une des deux branches copulatrices. Les deux noyaux qui se fusionnent forment un ensemble que Lendner compare à un synkarion.

Lendner, en étudiant la même espèce que Dangeard, arrive donc à des conclusions tout à fait différentes. Dangeard parle de fusion de gamétanges, Lendner d'union de gamètes. Ni l'un ni l'autre auteur ne nie l'existence de phénomènes sexuels dans la zygospore ; pour tous deux ils se réduisent à un phénomène de karyogamie, mais c'est un phénomène unique pour Lendner, multiple pour Dangeard.

Une étude critique du travail de Lendner montrera combien sont erronés les résultats des recherches histologiques de cet auteur dont nous reconnaissons par ailleurs tout le mérite : Son étude d'ensemble sur les Mucorinées (1908³), grâce aux tableaux de détermination et aux diagnoses étendues qu'elle renferme, est appelée à rendre de grands services aux mycologues, surtout aux lecteurs de langue française.

Dans chacun des progamètes (ampoules copulatrices) Lendner observe, « dans de rares cas il est vrai », parmi de nombreux petits noyaux, une masse qu'il « considère comme un des noyaux fécondants ». Dans cette masse, c'est-à-dire dans ce noyau, il distingue, non sans peine, « un double noyau semblable à celui que décrit René Maire dans son travail sur les Basidiomycètes ». La membrane mitoyenne disparue, il observe, de part et d'autre de la position qu'elle occupait, deux gros noyaux renfermant deux masses colorées. Cette fois ces deux masses chromatiques sont des chromosomes.

Plus tard, les petits noyaux se divisent et chacun se montre alors formé de deux masses très rapprochées qui se divisent simultanément. « C'est la division double qui a été observée par Maire pour les noyaux des Basidiomycètes ».

Quant aux deux gros noyaux du centre ils se fusionnent en une masse à quatre corpuscules « correspondant au synkarion de Maire », masse qui devient ensuite à un seul corpuscule.

Lendner nous paraît mal inspiré en recherchant dans les Mucorinées une structure comparable à celle des Urédinées ou des Basidiomycètes. Nos observations sur les noyaux des Mucorinées nous ont montré que ni dans le thalle ni dans la jeune zygospore, où nous avons étudié le noyau au repos et aux divers stades de la mitose, les noyaux n'ont la structure d'un synkarion que leur attribue Lendner.

L'existence des deux gros noyaux copulateurs dans la zygospore de *Sporodinia* n'est pas moins inexacte ainsi que nos observations nous en ont persuadé.

C'est bien à tort que Lendner déclare que le *Sporodinia grandis* est un matériel d'étude favorable ; son étude histologique est au contraire entourée de difficultés dues à la densité du protoplasme des zygosporos, au grand nombre et à la petite taille des noyaux qu'il renferme, ainsi qu'à l'huile parfois abondante et aux cristaux de mucorine qu'on y trouve. C'est à ces derniers que nous attribuons l'erreur de Lendner.

Dans une zygospore de *Sporodinia grandis* encore jeune on trouve, dans un protoplasma réticulé-alvéolaire, de très nombreux noyaux ; les uns sont en voie de fusion, d'autres, plus gros, sont des noyaux fusionnés ; enfin il en est de petits en dégénérescence (Pl. X, fig. 1).

Nous n'insisterons pas davantage sur ces phénomènes qui ne sont pas différents de ceux que nous avons rencontrés dans les espèces de *Mucor* précédemment étudiées et qui ont été décrits avec soin dans le travail de Dangeard. Nos observations ont entièrement confirmé les siennes.

Nous signalerons cependant un cas de formation anormale des ornements épineux qui nous a été offert par une zygospore de *Sporodinia grandis* dont les deux gamétanges ont été longtemps séparés grâce à la disparition tardive de la membrane mitoyenne.

ont été longtemps séparés grâce à la disparition tardive de la membrane mitoyenne.

Les premiers épaississements de la membrane se font, comme l'a montré Dangeard, en dedans de la paroi primitive des gamétanges (Pl. X, fig. 1) ; ils manquent de se faire sur la paroi des tympans qui n'a pas exactement la même origine ni le même âge que la paroi des gamétanges. Dans le cas que nous relatons ici, la paroi mitoyenne des deux gamétanges n'était pas résorbée au moment où le dépôt des débuts de l'exospore a commencé à se faire, de sorte que des ébauches d'épines se sont faites aussi bien sur la paroi mitoyenne que sur la paroi simple de la zygospore (Pl. X, fig. 2). Il est à remarquer que c'est aux mêmes endroits de la paroi mitoyenne, de part et d'autre, que les épines se sont formées. Il allait se faire une double azygospore, la dissolution de la membrane mitoyenne s'est produite, d'où l'existence de fragments d'épispore isolés dans le protoplasma (Pl. X, fig. 4).

Ce cas nous montre que la production des épines en tel endroit de la membrane de la zygospore tient à la composition de la membrane en ce point puisque des épines se sont formées au même endroit de part et d'autre de la paroi mitoyenne ; d'autre part, que la formation des azygospores doubles est due à une formation précoce des ornements épineux de la membrane ou, ce qui revient au même, à une formation tardive de la substance qui dissout la membrane mitoyenne

5. *Absidia Orchidis* (Vuill. 1902), Hagem (1907).

Les *Absidia* sont des Mucorinées voisines des *Mucor* dont elles diffèrent en particulier par les filaments circinés ou fulcres qui partent en verticille de l'un ou des deux suspenseurs de la zygospore et surtout par le mode de végétation qui rappelle celui des *Rhizopus* ; les *Absidia* forment, comme les *Rhizopus*, des stolons producteurs de rhizoïdes à leur

contact avec le substratum, mais les sporangiophores naissent non de l'endroit où sont les rhizoïdes mais sur le milieu de l'arc que forme chaque stolon.

Nous étudierons dans le genre *Absidia* les zygospores de deux espèces ; l'une est hétérothallique, c'est *Absidia Orchidis* ; l'autre, *Absidia spinosa*, est homothallique.

Absidia Orchidis a été rencontré en 1888 par Vuillemin sur des racines d'*Orchis* et rapporté (1903) au genre *Tieghemella* que Berlese et de Toni avaient créé (1888) aux dépens du genre *Absidia* Van Tiegh. (1876). Il appartient donc en somme à la section *Tieghemella* du genre *Absidia sensu lato* et nous le désignons avec Hagem (1907) sous le nom d'*Absidia Orchidis*.

Nous avons obtenu très aisément des zygospores d'*Absidia Orchidis* par le semis des deux races + et — . Cette espèce se prête même assez à la préparation d'une culture destinée à illustrer dans un cours l'exposé de la formation des zygospores des Mucorinées hétérothalliques à la rencontre des mycéliums de sexes différents. Les zygospores dessinent des lignes noires nettes au contact des deux mycéliums de signes contraires ensemencés en deux points d'une boîte de Petri renfermant un milieu gélosé sucré.

Une jeune zygospore d'*Absidia Orchidis* a souvent la forme d'un tronc de cône (Pl. X, fig. 3) qu'elle doit à la différence de taille fréquente entre les deux gamétanges qui la produisent. Ses tympans restent longtemps largement perforés au centre. Elle renferme, dans un protoplasme clair à vacuoles irrégulières, des noyaux nucléolés, beaucoup plus gros que ceux des suspenseurs, et qui ne tardent pas à se placer par deux. La figure 3, planche X, la reproduit au moment où se forment les premiers rudiments de l'exospore. Ils apparaissent sous forme de plaques au-dessous de la paroi primitive de la zygospore ; ils s'étendent de tous côtés et se rejoignent formant ainsi autour de la zygospore un revêtement continu.

Dans la figure 4, planche X, la zygospore plus âgée que la précédente présente dans son protoplasme vacuolaire des noyaux dont plusieurs offrent les différentes phases de la fusion.

Quand la zygospore est âgée elle renferme de très gros noyaux (noyaux de fusion), des noyaux moyens dont quelques-uns s'apparient, enfin des noyaux en dégénérescence. La figure 5, planche X, montre, parmi ces trois sortes de noyaux, deux petits noyaux au contact que la dégénérescence a frappés au moment où ils se disposaient à copuler.

Nous signalons cette espèce comme l'une des plus favorables à la recherche des corpuscules métachromatiques (Moreau et M^{me} Moreau, 1913). On les rencontre en très grande abondance dans les zygospores de tous les âges (Pl. XI, fig. 1-2).

Ces corpuscules métachromatiques des zygospores des Mucorinées doivent sans doute être considérés comme des éléments de réserve comme dans les autres cas où ils ont été rencontrés chez les Thallophytes (cf. en particulier Guilliermond (1910) pour les Champignons et M^{me} Moreau (1913) pour les Algues). L'intérêt de l'existence des corpuscules métachromatiques dans les zygospores des Mucorinées, en particulier dans les zygospores vieilles, c'est-à-dire dans des organes de vie latente, est de s'opposer aux vues de Villard (1903) qui établissent une relation entre l'existence des corpuscules métachromatiques et l'état de vie active de la cellule qui les renferme. La présence de corpuscules métachromatiques, que nous avons signalés en collaboration avec M^{me} Moreau, chez les écidiospores, les urédospores et les téléutospores des Urédinées, parle également dans le même sens.

Nous avons cherché à voir chez *Absidia Orchidis* comment varient les éléments métachromatiques dans leur nombre, leurs dimensions, leur aspect au cours de la vie d'une zygospore ; nous n'avons obtenu aucun résultat satisfaisant.

6. *Absidia spinosa* Lendner (1907).

Absidia spinosa diffère en particulier de l'espèce précédemment étudiée par la condition homothallique et par l'existence de fulcres circinés sur un seul des suspenseurs de ses zygospores. Cependant nous avons rencontré des zygospores dont les deux suspenseurs portaient exceptionnellement l'un et l'autre des fulcres (Pl. XI, fig. 3).

Nos cultures d'*Absidia spinosa* proviennent des cultures envoyées par Lendner à la Station d'Amsterdam pour la culture des Champignons. Cette précision est rendue nécessaire par la discussion qui s'est élevée entre Lendner et Hagem au sujet de l'identité de l'*Absidia spinosa* Lendner (1907) et de l'*Absidia cylindrospora* Hagem (1907).

Absidia spinosa nous a montré les mêmes phénomènes que les espèces précédentes. Il nous suffira de présenter au lecteur un des stades les plus démonstratifs de l'évolution de ses zygospores. La figure 3, planche XI, montre nettement les trois sortes de noyaux que nous sommes habitués maintenant à rencontrer dans les zygospores au moment où les phénomènes de fusion et les dégénérescences ont atteint un certain nombre de noyaux. Nous avons signalé (Moreau et M^{me} Moreau, 1913) l'abondance des corpuscules métachromatiques dans cette espèce.

7. *Phycomyces nitens* (Agardh, 1817), Kunze (1823).

Nous avons déjà étudié la structure des sporanges de *Phycomyces nitens*. Ses zygospores se forment, sauf exception (Blakeslee, 1906¹), par l'union de deux articles appartenant à des thalles de signes différents et portés par des suspenseurs incurvés d'une façon caractéristique qui rappelle la forme des mors d'une tenaille. Les deux suspenseurs portent des épines dichotomes qui s'intriquent autour de la zygospore.

L'étude de la zygospore de *Phycomyces nitens* offre des difficultés comparables à celles que présente l'étude des

zygospores de *Sporodinium grandis*. Dans les deux cas on a affaire à de très grosses zygospores renfermant un protoplasma dense avec de nombreux noyaux et des cristaux de mucorine.

Nous avons observé très nettement des fusions multiples de noyaux au moment où la zygospore encore jeune s'entourait d'une exospore épaisse (Pl. XI, fig. 4). La formation de cette exospore est, comme chez le *Sporodinium*, assez facile à étudier : il se dépose en dedans de la paroi primitive des gamétanges des épaisissements qui s'étendent et se rejoignent. Une endospore doublera plus tard l'exospore.

Les suspenseurs de *Phycomyces nitens* nous ont offert des divisions de noyaux fort nombreuses. Leur protoplasme est généralement moins dense que celui de la zygospore. Les noyaux qu'ils renferment, ainsi que ceux que renferment les fulcres qu'ils produisent, se divisent tous à la fois par mitose (Pl. III, fig. 20-21-22-23-24-25-26).

Ces divisions sont du même type que celles que nous avons rencontrées dans les noyaux du thalle et des jeunes sporanges du même *Phycomyces* et aussi dans le thalle et les zygospores de plusieurs Mucorinées : la division du noyau dans ces organes : thalle, sporanges, jeunes zygospores, semble donc être constamment du même type.

8. *Rhizopus nigricans* Ehrenb. (1818, 1820).

La reproduction sexuelle du *Rhizopus nigricans* présente un intérêt historique considérable. C'est dans cette espèce que pour la première fois Blakeslee (1904, 1906 ²⁵) a séparé deux races, stériles tant qu'elles restent isolées, productrices de zygospores quand on les cultive en même temps. *Rhizopus nigricans* est donc la première Mucorinée hétérothallique dont on ait reconnu l'existence. La séparation des deux races + et — de *Rhizopus nigricans* constitue une fort belle découverte que son auteur a étendue depuis à plusieurs espèces de Mucorinées.

Cependant la condition hétérothallique du *Rhizopus nigricans* a été mise en doute au moins dans des cas particuliers ou pour certaines lignées de *Rhizopus nigricans*. Signalons d'abord une courte note de Miss Mc Cormick (1911) où elle décrit et figure un cas isolé de conjugaison homothallique dans le *Rhizopus nigricans*. Un filament mycélien se bifurque et ses deux branches concourent à la formation d'une zygospore. C'est par un phénomène analogue que les fulcres issus du même suspenseur de l'*Absidia Orchidis*, que figure Lendner (1908³), et que les branches issues d'un même thalle du *Phycomyces nitens*, que figure Blakeslee (1906¹), ont pu former également des zygospores d'origine homothallique dans ces espèces normalement hétérothalliques.

Namyłowski (1906) a signalé l'existence dans ses cultures d'une forme de *Rhizopus nigricans* produisant en abondance des zygospores bien qu'obtenue par le semis d'une spore unique. Ce serait une forme homothallique à moins qu'à son insu Namyłowski n'ait introduit dans ses cultures plusieurs spores à la fois parmi lesquelles des spores de signes contraires.

Telle est en effet l'opinion de Blakeslee (1907) qui a réussi à séparer dans les cultures que lui a fournies Namyłowski les deux races + et — dont la coexistence explique la production des zygospores.

Il paraît donc établi que sauf dans des cas exceptionnels la production des zygospores de *Rhizopus nigricans* est liée à la mise en présence de deux thalles de sexes différents.

C'est effectivement en faisant des cultures doubles des thalles des deux signes que nous avons obtenu les zygospores dont nous avons fait l'étude histologique. Elles se produisent en abondance quand on se place dans les conditions autrefois indiquées par de Bary (1866) : du pain est stérilisé dans le fond d'un bocal profond ; les deux races de *Rhizopus* sont semées à sa surface ; au bout de quelques jours il se forme en très grande abondance des zygospores noires dans le fond du bocal au contact de sa paroi.

Nous avons été précédé dans l'étude histologique de ces zygosporos par Namyłowski (1906) et par Miss Mc Cormick (1912).

Namyłowski (1906) a constaté la pluralité du nombre des noyaux dans la zygosporo mais sans réussir à y observer aucun phénomène de fusion nucléaire.

Depuis, la reproduction sexuelle du *Rhizopus nigricans* a été l'objet d'une étude histologique de la part de Miss Mc Cormick (1912). Miss Mc Cormick considère avec juste raison les deux ampoules copulatrices comme des gamétanges ; elle les décrit au début multinucléées.

Tous leurs noyaux, après le mélange des protoplasmes, disparaissent à l'exception de deux d'entre eux qui sont inclus dans un cénocentre. L'auteur présume que ces deux noyaux se fusionnent dans la suite et donnent naissance, plus tard, aux nombreux noyaux qu'elle retrouve dans la zygosporo âgée.

Ces résultats, s'ils étaient reconnus exacts, présenteraient un grand intérêt. D'abord ce serait le premier cas cité d'une zygosporo présentant une structure sûrement uninucléée. Nous avons bien fait connaître un cas, réalisé dans la zygosporo de *Zygorhynchus Dangeardi*, où une réduction du nombre des noyaux sexuels fonctionnels amène généralement à deux, peut-être parfois à un seul, le nombre des noyaux que renferme la zygosporo ; mais une réduction qui ramène à l'unité dans tous les cas le nombre des noyaux de la zygosporo n'avait jamais été décrite encore dans les Mucorinées.

D'autre part le cénocentre est cité pour la première fois chez les Mucorinées dans le travail de Miss Mc Cormick. Cet organe n'avait jusqu'ici été rencontré que chez les Péronosporées et les Saprologniées ; sa présence chez les Mucorinées créerait un lien de plus entre ces diverses familles de Phycomycètes.

La singularité même des résultats apportés par Miss

Mc Cormick imposait de ne les accepter qu'avec réserve et engageait à faire une vérification.

Nous avons repris l'étude du *Rhizopus nigricans* et nous sommes parvenus à des résultats qui sont opposés à ceux qu'a fait connaître l'auteur américain. Une note préliminaire a fixé les premiers résultats de nos observations (Moreau, 1913 ¹). Nous les confirmons ici avec plus de détails en les accompagnant de figures démonstratives.

Les deux gamétanges, un peu inégaux comme on le sait, renferment chacun un grand nombre de noyaux. Leur protoplasme à vacuoles irrégulières communique longtemps avec le protoplasma, de structure d'ailleurs différente, des deux suspenseurs (Pl. XIII, fig. 1).

Après la mise en communication des gamétanges les protoplasmes se mélangent : cette fusion n'est pas si complète que les deux moitiés de la zygospore ne conservent pendant quelque temps un aspect un peu différent l'une de l'autre (Pl. XIII, fig. 2).

Leurs noyaux sont assez gros et disposés çà et là dans le protoplasme. Ils ne tardent pas à se placer par deux et à se fusionner. Quelques-uns cependant entrent en dégénérescence.

Au moment où les noyaux se fusionnent les protoplasmes des deux gamétanges ont encore conservé parfois leur différence d'aspect ; peut-être faut-il voir là une preuve d'un mélange encore imparfait et l'indication de la possibilité de fusions entre noyaux appartenant à un même gamétange. (Pl. XIII, fig. 2).

Plus tard la zygospore renferme de très gros noyaux parmi lesquels on trouve pendant quelque temps de tout petits noyaux, derniers vestiges de noyaux dégénérés (Pl. XIII, fig. 3).

Pendant que ces phénomènes ont lieu la zygospore s'entoure d'une double enveloppe : une exospore née, comme chez *Phycomyces*, *Absidia*, *Sporodinia*, à l'intérieur de la

paroi mince de la zygospore, et une endospore formée en dedans de l'exospore.

A aucun moment de son évolution la zygospore de *Rhizopus nigricans* ne connaît la structure uninucléée et ne renferme de cénocentre.

La reproduction sexuelle du *Rhizopus nigricans* suit donc le schéma général de la reproduction sexuelle des autres Mucorinées. L'entente ne saurait d'ailleurs tarder à se faire sur cette question ; les zygospores s'obtiennent facilement et en grand nombre quand on possède les deux races + et — du *Rhizopus nigricans* ; les noyaux sont de grande taille et nous le recommandons vivement, comme matériel d'étude des plus favorables, à l'attention des débutants désireux de se familiariser avec l'histologie des Champignons inférieurs.

9. *Zygorhynchus Bernardi* Moreau (1913⁴).

Les zygospores de *Zygorhynchus* ont une physionomie toute particulière. Les *Zygorhynchus* sont des Mucorinées nettement hétérogames : nous avons bien rencontré et étudié dans les pages précédentes des Mucorinées où l'hétérogamie se manifestait par la différence de taille et de forme des gamétanges ou de leurs suspenseurs, mais nulle part elle ne s'affirme avec autant d'intensité et de constance que dans le genre *Zygorhynchus* (Vuillemin, 1886²). L'hétérogamie est vraiment caractéristique de ce genre qui lui doit d'avoir été séparé (Vuillemin, 1903¹) des *Mucor* auxquels le rattachent tous ses autres caractères.

Cette hétérogamie pourtant est toute morphologique et superficielle car ces Mucorinées sont toutes homothalliques. Aussi Vuillemin a pensé que l'hétérogamie n'était pas chez ces Mucorinées l'expression d'une différenciation sexuelle accusée mais au contraire l'indication d'un acheminement vers la formation d'azygospores, c'est-à-dire vers la disparition de la sexualité.

Ces considérations, fondées sur l'observation de phénomènes extérieurs, donnent un haut intérêt à l'étude intime de ces Mucorinées.

Un intérêt d'un autre ordre s'attache à cette étude.

Grüber (1912) a opposé aux résultats que nous avait fournis l'étude histologique de *Zygorhynchus Moelleri* (Moreau, 1911 ¹) des résultats tout différents qui ne tendraient rien moins qu'à faire de la reproduction sexuelle des *Zygorhynchus* un type tout particulier de reproduction sexuelle parmi les Mucorinées et à en faire un terme de passage entre les Mucorinées et les Péronosporées.

Nous avons déjà (1912 ¹) indiqué les raisons qui, en dehors de nos observations personnelles, nous font rejeter l'opinion de Grüber. Nous espérons que cette étude d'ensemble de cinq espèces du genre *Zygorhynchus* ne laissera aucun doute sur cette question.

Cinq espèces de *Zygorhynchus* ont été décrites jusqu'ici. La première, *Zygorhynchus heterogamus*, a été perdue par Vuillemin peu après qu'il l'eût décrite (1886²); *Z. Moelleri* (Vuillemin, 1903 ¹), *Z. Vuilleminii* (Namyłowski, 1910) ont été décrites ensuite; nous avons fait connaître nous-même deux nouvelles espèces sous le nom de *Zygorhynchus Dangeardi* (Moreau, 1912 ²) et *Zygorhynchus Bernardi* (1) (Moreau, 1913 ⁴).

Nous commencerons l'étude des *Zygorhynchus* par cette dernière espèce qui, grâce à ses noyaux relativement gros, offre quelques facilités pour l'étude histologique.

(1) Un grand nombre des espèces de Mucorinées que nous avons cultivées ont été obtenues en ensemençant un milieu sucré gélosé avec de la terre de provenances diverses. Nous avons récolté nous-même ou fait récolter de la terre de forêts. Toutes les fois nous avons obtenu de nombreux Champignons et presque toujours des Mucorinées.

Nous avons à remercier nos correspondants qui ont bien voulu faciliter nos recherches en nous envoyant des échantillons de terre de régions diverses, parfois de régions éloignées (Algérie, Tonkin), en particulier MM. Souché, Maire, Demange, Bourdeau, Humbert, Morin, Jahandiez, Mignier, Lambert, etc.

Zygorhynchus Bernardi possède un mycélium blanc, élevé, qui se cultive avec succès sur carotte et surtout sur pain ; il donne sur ce dernier milieu de fort nombreuses zygo-spores. Celles-ci sont aériennes et formées selon le mode habituel aux *Zygorhynchus* : c'est donc une Mucorinée hétérogame et homothallique ; les deux branches qui copulent proviennent généralement de la bifurcation d'un même rameau ; parfois ce sont deux filaments éloignés ; dans ce dernier cas il arrive que les filaments après s'être rencontrés se recourbent en forme de mors de tenaille, les suspenseurs offrent alors le même aspect que ceux des *Phycomyces* ; cependant l'un reste grêle alors que l'autre grossit. Les zygo-spores sont généralement sphériques à maturité, elles ont de 32 à 50 μ de diamètre ; elles sont recouvertes d'ornements épineux répartis uniformément à la surface ou disposés en groupes. Les doubles azygospores sont fréquentes. Les sporanges, sphériques, de 18 à 53 μ de diamètre, portés par des pédicelles ramifiés en grappe, sont rares ; leur membrane se brise dans l'eau sans laisser de collerette. Leur columelle est subsphérique, un peu plus large que haute, elle a de 11 à 23 μ de large sur 10 à 20 μ de haut.

Les spores sont lisses, incolores, ovales, et ont 2 μ de large sur 3 μ de longueur. Cette espèce provient de la terre d'un bois de Pins, près de Bazemont (Seine-et-Oise).

Une jeune zygosporé de *Zygorhynchus Bernardi* renferme, dans un protoplasme vacuolaire, un certain nombre de noyaux (Pl. XI, fig. 5). Ces noyaux sont un peu plus gros que ceux des suspenseurs. Quand la zygosporé s'est entourée d'une exosporé la plupart se placent deux par deux et se conjuguent (Pl. XI, fig. 6-7). A un stade ultérieur la zygosporé ne renferme plus que de gros noyaux de copulation (Pl. XI, fig. 8). Le nombre des noyaux qui dégénèrent est relativement restreint.

L'histoire nucléaire de cette zygosporé est donc la même que celle de toutes les Mucorinées étudiées jusqu'ici.

L'hétérogamie accusée n'a rien introduit dans les phénomènes intimes dont la zygosporé est le siège ; elle n'a en aucune façon atteint les phénomènes sexuels profonds, à savoir les karyogamies sexuelles qui, chez cette espèce hétérogame, ont des caractères identiques à celles des Mucorinées où l'isogamie est strictement réalisée. La sexualité chez les *Zygorhynchus* ne présente donc aucun caractère de dégradation.

10. *Zygorhynchus Vuilleminii* Namy. (1910)

Zygorhynchus Vuilleminii est également une Mucorinée du sol.

Zygorhynchus Vuilleminii présente dans ses zygosporés les mêmes phénomènes nucléaires que *Z. Bernardi* ainsi qu'en témoignent les figures 1-2-3, planche XII.

Dans cette espèce, comme dans la précédente, la zygosporé est formée de la fusion de deux gamétanges plurinucléés dont la plupart des noyaux se fusionnent deux par deux alors que les autres entrent en dégénérescence.

Après avoir ainsi constaté la similitude des phénomènes sexuels dans deux espèces de *Zygorhynchus* et dans les espèces de Mucorinées que nous avons étudiées jusqu'ici, nous sommes en mesure d'entreprendre l'étude du *Zygorhynchus Moelleri* dont les recherches de Grüber (1912) ont fait une espèce litigieuse.

11. *Zygorhynchus Moelleri* Vuill. (1903¹).

L'étude histologique du *Zygorhynchus Moelleri* a été tentée pour la première fois par Lendner (1908³) qui y a rencontré de nombreux noyaux ne montrant aucune trace de phénomènes sexuels. Nous avons indiqué (1912) que ceux-ci sont essentiellement les mêmes que chez deux autres espèces de *Zygorhynchus* et que chez les autres Mucorinées. Les figures 4-5, planche XII, montrent les fusions de noyaux dans une jeune zygosporé de cette espèce. Grüber (1912) en étudiant la même espèce est parvenu à des résultats totalement différents des nôtres.

Nous avons décrit la zygospore comme naissant de l'union de deux gamétanges inégaux séparés chacun d'un des deux suspenseurs. Pour Grüber, la séparation en deux compartiments inégaux est le fait d'une cloison éphémère qui s'établit au travers d'une zygospore d'abord indivise et produite entièrement par l'une des branches copulatrices, la branche la plus petite.

Celle-ci est une branche femelle qui fournit une zygospore ou organe femelle ; cet organe femelle doit subir une fécondation ; elle a lieu grâce au passage, à travers un pertuis du grand tympan de la zygospore, d'une masse de protoplasme venue du plus gros des suspenseurs qui, par suite, est un organe mâle. Le protoplasme fécondant entraîne avec lui une trentaine de noyaux ; des fusions par paires ont lieu entre ceux-ci et les noyaux de la zygospore.

La reproduction sexuelle du *Zygorhynchus Moelleri* se présente donc d'après Grüber sous des traits notablement différents de ceux des zygospores des autres Mucorinées ; 1^o elle rappelle la fécondation d'une oospore d'Oomycète, aussi Grüber attribue-t-il au *Zygorhynchus Moelleri* une place spéciale parmi les Mucorinées qu'il relie aux Oomycètes.

Est-il utile d'insister sur l'invraisemblance de la conception de Grüber ?

Toutes les Mucorinées que nous venons d'étudier, au nombre de onze espèces dont deux espèces de *Zygorhynchus*, présentent les mêmes phénomènes histologiques, le même mode de formation. Seul le *Zygorhynchus Moelleri* ferait exception ; sa zygospore se ferait d'une autre façon que celle des espèces du même genre, que celle des espèces du genre voisin, le genre *Mucor*, dont seule l'hétérogamie le sépare.

Comme pour mieux mimer les autres zygospores des Mucorinées elle présenterait même, dans son jeune âge, une cloison transversale éphémère !

Qu'est-ce d'autre part que cet organe mâle que rien ne sépare du thalle ?

Toute la description des phénomènes sexuels de *Zygorhynchus Moelleri* qu'a donnée Grüber relève d'une haute invraisemblance. Il est permis de s'en étonner quand on considère que Grüber a été l'un des premiers à décrire avec exactitude (1901) quelques-uns des stades de la zygospore de *Sporodinia grandis*.

Cette invraisemblance admise, les *Zygorhynchus* perdent la place que leur attribuait Grüber entre les Mucorinées et les Oomycètes. L'étude que nous allons faire maintenant d'une autre espèce de *Zygorhynchus* montrera que ce genre *Zygorhynchus* occupe cependant une place à part parmi les Mucorinées en nous montrant comment s'est faite au sein de cette famille l'évolution de la gamétangie (1).

12. *Zygorhynchus Dangeardi* Moreau (1912²).

Zygorhynchus Dangeardi, dont nous avons donné la diagnose dans le Bulletin de la Société Botanique de France, en 1912, termine notre étude de la reproduction sexuelle chez les Mucorinées.

Zygorhynchus Dangeardi se présente avec un mycélium blanc, assez souvent ras, n'atteignant pas généralement un demi-centimètre de hauteur. Les cultures blanches quand elles sont jeunes deviennent en quelques jours grises, puis noires, au fur et à mesure qu'apparaissent et que vieillissent les zygospores.

Les sporanges portés sur des pédicelles ramifiés ne sont jamais très abondants ; ils sont jaunâtres, sphériques, leur diamètre est de 25 à 65 μ . Leur membrane se brise dans

(1) Grossmann (1914) a étudié les zygospores de *Zygorhynchus Moelleri* et leur mode de formation. Malheureusement nous n'avons pas eu entre les mains son travail que nous ne connaissons que par une analyse de Ramsbottom (1914). Nous ignorons si ses conclusions sont une confirmation de nos recherches ou de celles de Grüber.

l'eau à maturité en laissant une collerette. La columelle est plus large que haute, lisse, susjacent, de 12 à 32 μ de hauteur sur 12 à 36 μ de largeur. Les spores sont incolores, ovales, elles ont de 2 à 5 μ de long sur 2 à 4 μ 5 de large.

Les zygosporos, aériennes, généralement sphériques, de 18 à 48 μ de diamètre, sont formées par hétérogamie et selon le mode homothallique ; jaunâtres quand elles sont jeunes, elles deviennent noires à maturité. Leurs ornements sont épineux et dispersés uniformément à leur surface.

Zygorhynchus Dangeardi a été obtenu du semis d'un *Peltigera* mélangé de sable récolté dans la forêt de Fontainebleau près de Bois-le-Roi ; nous l'avons retrouvé à deux reprises dans la même localité. Notre récolte de 1911 nous a procuré le matériel sur lequel nous avons fait l'étude histologique qui suit. Celle de 1912 nous a fourni les cultures que nous avons envoyées à la « Station d'Amsterdam pour la culture des Champignons ».

Toutes les Mucorinées que nous avons observées jusqu'ici ont présenté dans le mode de formation de leurs zygosporos une grande similitude. Qu'il s'agisse de Mucorinées isogames ou de Mucorinées hétérogames, homothalliques ou hétérothalliques, partout, et y compris chez les espèces en litige : *Sporodinia grandis*, *Rhizopus nigricans*, *Zygorhynchus Moelleri*, nous avons rencontré les mêmes phénomènes. Toujours la zygosporos résulte de la fusion de deux articles plurinucléés qui ont la valeur de gamétanges. Partout elle s'est montrée le siège de fusions de noyaux et de dégénérescence nucléaire. Dans toutes les espèces étudiées jusqu'ici ces phénomènes se sont reproduits simultanément alors que la zygosporos était jeune encore.

Zygorhynchus Dangeardi nous offre une exception remarquable.

Ses zygosporos naissent, comme chez toutes les Mucorinées, de la fusion de deux articles. Nous avons suivi de près les premiers débuts de cette zygosporos et nous avons

récemment exposé les résultats d'une de nos observations (Moreau, 1912³).

Elles ont été faites dans les conditions suivantes :

Nous avons suivi au microscope la destinée de deux filaments qui nous paraissaient vouloir ébaucher une copulation.

Des expériences préalables nous ayant appris que la formation des zygospores est hâtée par la lumière, nous éclairons vivement la culture pour diminuer la durée de nos observations. Dans l'une d'elles, à 2 h. 35 de l'après-midi, nous avons dessiné à la chambre claire l'aspect de deux filaments au contact (Pl. XII, fig. 6) ; l'un est plus gros que l'autre et s'appuie par son extrémité sur le flanc de ce dernier.

A 4 heures, une cloison s'est faite dans la branche la plus grosse séparant à son extrémité un article terminal (Pl. XII, fig. 7). Aucune cloison n'existait encore dans l'autre filament ; il a fallu attendre à 5 h. 55 pour voir ce dernier se cloisonner à son tour (Pl. XII, fig. 8).

Cette observation présente un double intérêt :

Elle montre d'abord que les deux articles dont est formée une jeune zygospore de *Zygorhynchus Dangeardi* ne se forment pas aux extrémités de deux branches éloignées l'une de l'autre comme on l'enseigne dans les cours et comme on l'indique dans les traités classiques.

Nous nous associons sur ce point aux conclusions de Lendner (1910) qui, chez plusieurs espèces de Mucorinées, a décrit la zygospore comme le résultat du contact de deux filaments non différenciés, suivi du cloisonnement de leurs extrémités, et ultérieurement de leur différenciation.

Il faut joindre aux observations de Lendner et à celles que nous venons de rapporter chez *Zygorhynchus Dangeardi* des observations analogues que nous avons faites sur quelques autres espèces de Mucorinées. Si on tient compte des figures publiées par divers auteurs (Blakeslee, Hagem)

et qui parlent dans le même sens, le nombre est déjà grand des observations qui apportent une correction au processus classique de la fusion de deux renflements séparés du thalle et cheminant l'un vers l'autre grâce à une attraction à distance.

L'intérêt de l'observation des stades juvéniles de la formation de la zygospore de *Zygorhynchus Dangeardi* est aussi de confirmer, s'il est encore nécessaire, la généralité du mode de formation de la zygospore par la fusion de deux articles. Elle n'est pas faite par un seul des filaments à l'exclusion de l'autre : tous deux prennent part à sa formation.

Cette observation précise sur une espèce de *Zygorhynchus* voisine de *Z. Moelleri* exagère encore l'invraisemblance de l'interprétation que Grüber a donnée de la zygospore de cette dernière espèce.

Les deux articles qui se fusionnent sont deux gamétanges plurinucléés. La jeune zygospore renferme donc, comme celle des autres *Zygorhynchus*, un grand nombre de noyaux.

La zygospore acquiert les ornements de son exospore sans qu'aucun phénomène de fusion intervienne. Néanmoins la dégénérescence commence bientôt et se poursuit ensuite atteignant presque tous les noyaux. Quelques-uns seulement sont épargnés ; ils grossissent de plus en plus au fur et à mesure que les autres disparaissent autour d'eux. (Pl. XII, fig. 9). Finalement il n'en reste que quatre (Pl. XII, fig. 10) qui se placent deux par deux et copulent (Pl. XII, fig. 11).

A ce moment la zygospore est déjà vieille et dépose en dedans de son exospore une endospore épaisse.

A un stade ultérieur les fusions sont accomplies et il ne reste plus que deux noyaux de copulation. (Pl. XII, fig. 12).

Nous sommes assurés que quatre noyaux sexuels sub-

sistent car nous les avons souvent rencontrés à la fois dans une même coupe de zygosporé, soit séparés, soit pendant les diverses phases de leur fusion.

Nous avons aussi rencontré, dans nos coupes de zygosporés, deux noyaux sexuels seulement ou un seul noyau de fusion. Nous pensons que dans quelques cas la réduction du nombre des noyaux fonctionnels peut aller jusqu'à deux, mais ce n'est qu'une présomption car les deux autres peuvent, dans des coupes, se trouver dans une section voisine.

Avec ces caractères, *Zygorhynchus Dangeardi* s'oppose aux autres *Zygorhynchus* et aux autres Mucorinées. Dans ces derniers cas les fusions sont précoces, nombreuses ; les dégénérescences sont peu abondantes. Chez *Zygorhynchus Dangeardi* les dégénérescences deviennent prépondérantes ; les fusions sont tardives et rares : leur nombre est réduit à deux et peut-être à l'unité.

Nous pensons que les caractères spéciaux de *Zygorhynchus Dangeardi* sont des caractères d'évolution. De même que chez les *Albugo* (Stevens, 1901) l'évolution s'est faite par la réduction à l'unité des noyaux de copulation de leurs oosporés, de même chez les Mucorinées elle s'est produite à partir de zygosporés où les fusions sont précoces et nombreuses, où tous les noyaux, ou presque tous, sont fonctionnels ; elle les a transformés en zygosporés où la dégénérescence atteint la plupart des noyaux et où le caractère de noyau sexuel fonctionnel n'est celui que de quelques noyaux privilégiés.

Retenons le caractère tardif des fusions de ces zygosporés évolués. C'est toujours le même phénomène de retard qui, dans la reproduction sexuelle comme dans la reproduction asexuelle, est un des traits essentiels de l'évolution. Grâce à lui, *Zygorhynchus Dangeardi* nous apparaît comme l'une des Mucorinées les plus hautement évoluées.

Addition au chapitre III

Depuis la rédaction du chapitre qui précède il est venu à notre connaissance trois publications relatives à quelques-uns des faits importants qu'il renferme.

Dans l'une M^{me} A. Breslauer (1912), étudiant la biologie du *Mucor hiemalis*, signale quelques différences d'ordre culturel entre les deux races + et —, et confirme, pour cette espèce, les observations de Lendner (1910) et les nôtres sur la mise en contact des branches copulatrices antérieurement à la séparation des articles destinés à se fusionner.

D'autre part Atkinson (1912) a donné de l'appareil zygosporé de *Zygorhynchus Moelleri* et de *Z. heterogamus* une interprétation tendant à l'assimiler aux aspects offerts par les jeunes périthèces de *Monascus*. L'un des articles de la zygospore est un article femelle, l'autre est un trichogyne comparable à celui des *Monascus*. Cette manière de voir ne mérite pas plus de créance que celle de Grüber que nous avons précédemment étudiée. Les recherches que nous avons faites sur quatre espèces de *Zygorhynchus*, tant au point de vue des phénomènes morphologiques de la formation de leurs zygospires qu'à celui des phénomènes histologiques dont elles sont le siège, nous permettent de maintenir d'une manière formelle que les uns et les autres sont essentiellement les mêmes que chez toutes les autres Mucorinées. Nous n'insisterons pas davantage, Atkinson reconnaissant lui-même l'erreur qu'il a commise, ainsi qu'en témoigne une lettre adressée par lui à Blakeslee et en partie publiée par ce dernier (Blakeslee, 1913).

Enfin, tout récemment, Blakeslee (1913) a apporté une con-

firmation à nos recherches : comme nous l'avions déjà fait (Moreau, 1912³) pour *Zygorhynchus Dangeardi*, il a dessiné à la chambre claire les divers aspects que présente successivement un jeune appareil zygosporé de *Zyg. Moelleri* et de *Zyg. heterogamus*. Ses figures, tout à fait comparables aux nôtres, conduisent aux mêmes conclusions : chez les *Zygorhynchus*, contrairement à l'opinion de Grüber et d'Atkinson, la zygospore naît de la fusion de deux articles séparés à l'extrémité de deux branches copulatrices après le contact de ces dernières.

Nous sommes heureux d'enregistrer la confirmation qu'apporte à nos recherches la grande autorité de Blakeslee en matière de Mucorinées ; il nous semble qu'il ne doit plus y avoir de doute pour personne sur l'interprétation réelle des zygosporos de *Zygorhynchus* ; il n'est plus possible de persister dans les erreurs des dernières années sur la formation de ces zygosporos, erreurs que nous avons été le premier à relever et à combattre (Moreau, 1912^{1,2,3}, 1913⁴).

CHAPITRE IV

L'ÉVOLUTION NUCLÉAIRE DES MUCORINÉES.

L'évolution nucléaire d'un être vivant est l'histoire de cet être racontée au point de vue spécial de ses noyaux : divisions nucléaires, karyogamies, dégénérescences, réductions chromatiques en sont les principaux épisodes.

Reprenons donc les principaux faits de l'histoire d'une Mucorinée en nous plaçant au point de vue de son histoire nucléaire.

Le thalle renferme des noyaux multiples se divisant ensemble par mitose et, dans tous les cas observés, renfermant deux chromosomes. Des amitoses y sont aussi rencontrées.

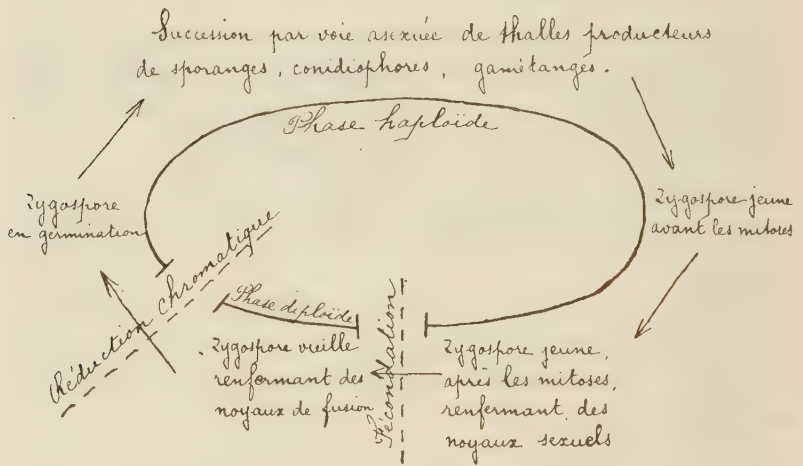
Dans les columelles nous avons rencontré des amitoses et des karyogamies sans signification sexuelle : ce sont là des karyogamies accidentelles. D'autres karyogamies ont lieu dans les zygospores ; celles-ci relèvent d'un phénomène régulier. Ce sont des karyogamies sexuelles ; elles sont précédées de mitoses à deux chromosomes et accompagnées de dégénérescence.

Ces fusions transforment les noyaux à deux chromosomes en noyaux à quatre chromosomes. Une réduction chromatique doit intervenir ; elle n'a pas lieu, nous l'avons constaté, au moment des mitoses préliminaires des fusions ; c'est donc dans la zygospore en germination qu'il faudra la cher-

cher. Faute de matériel favorable nous ne l'avons pas observée mais, *à priori*, nous sommes assuré qu'elle a lieu à la germination de la zygospore.

Le cycle évolutif d'une Mucorinée comprend donc deux phases fort inégales : une phase haploïde (à deux chromosomes) et une phase diploïde (à quatre chromosomes) ; cette dernière n'a lieu que dans la vieille zygospore, l'appareil végétatif n'a pas de phase diploïde.

L'histoire nucléaire complète d'une Mucorinée peut donc se résumer dans le tableau suivant :



Une comparaison, à ce point de vue, des Mucorinées avec les plantes supérieures est très instructive :

1^o Chez les plantes supérieures relativement évoluées (Fougères) les deux phases haploïde et diploïde sont bien développées. Elles se confondent respectivement avec les tronçons gamétophyte et sporophyte.

Les Mucorinées nous enseignent que ces deux tronçons peuvent appartenir à la même phase haploïde. Elles nous apprennent à ne pas confondre les termes haplophase et gamétophyte, diplophase et sporophyte. Ces termes ne sont

synonymes que chez les plantes supérieures grâce à la correspondance des états qu'ils désignent. Cette correspondance n'est pas primitive ; elle résulte de la régularisation de la succession des tronçons gamétophyte et sporophyte et de leur superposition aux phases haploïde et diploïde.

2^e La formation des gamètes des plantes supérieures et des animaux est précédée d'une réduction chromatique. La fécondation apparaît chez eux comme la conséquence de la réduction chromatique, les gamètes comme des demi-noyaux.

Les Mucorinées nous montrent au contraire que les noyaux des gamètes sont identiques à des noyaux ordinaires et elles nous présentent la réduction chromatique comme la conséquence de la fécondation. *A fortiori* ne considérerons-nous pas, avec Le Dantec, les gamètes comme des éléments morts, puisque nous les voyons identiques aux éléments du thalle chez les Mucorinées.

Ces considérations montrent l'intérêt que présente pour les biologistes l'étude des êtres inférieurs puisqu'elle les oblige à modifier, parfois d'une manière profonde, les théories qu'ils avaient fondées sur l'observation des êtres les plus évolués.

CHAPITRE V

LES AFFINITÉS DES MUCORINÉES.

Il convient maintenant de tirer parti des connaissances que nous venons d'acquérir sur le thalle des Mucorinées, leurs organes de reproduction asexuelle, de reproduction sexuelle, et sur leur évolution nucléaire pour chercher à éclairer la question de leurs affinités.

A en juger par leur évolution nucléaire, ce sont des êtres encore primitifs puisqu'ils manquent d'une diplophase étendue, mais combien ils paraissent évolués parmi les êtres primitifs quand on considère leurs divers caractères : une structure cénocytique que nous pensons acquise au cours de l'évolution, des sporanges aériens producteurs de spores immobiles, des conidiophores parfois très évolués puisque dans certains d'entre eux les conidies ne sont plus fonctionnelles et se comportent comme productrices de spores internes, des gamétanges qui ne donnent plus de gamètes, des mitoses qui retardent la formation des noyaux sexuels, des dégénérescences qui réduisent le nombre des noyaux sexuels fonctionnels, autant de caractères dont aucun n'est primitif et dont quelques-uns sont le résultat d'une longue évolution.

Tous ces traits évolués conviennent mal à un groupe que Brefeld place à la base de tous les Champignons ; ce n'est certes pas là que nous placerons les Mucorinées.

Une association s'est imposée à tous les mycologues, c'est celle des Mucorinées avec les Péronosporées et les Saprologniées. Ces trois groupes se ressemblent plus par la structure de leur thalle et leur reproduction sexuelle que par leur reproduction asexuelle. Celle-ci a des caractères différents dans les trois familles : les sporanges des Saprologniées ont conservé des caractères primitifs ; la reproduction asexuelle des Péronosporées et des Mucorinées réalise des adaptations différentes à la vie aérienne.

Par contre la reproduction sexuelle crée un lien étroit entre elles : les trois groupes possèdent des gamétanges ; mais alors que les gamètes s'individualisent parfois chez les Saprologniées ils ne le font plus chez les Péronosporées et ils ne sauraient le faire chez les Mucorinées où la formation des noyaux sexuels est retardée après la fusion des gamétanges. Grâce à ce retard, la reproduction sexuelle des Mucorinées paraît plus évoluée que celle des deux autres familles alors que les Saprologniées se présentent avec des traits encore primitifs.

Il ne faut point en conclure que les trois familles des Saprologniées, Péronosporées et Mucorinées, parce qu'elles réalisent trois degrés différents de l'évolution, descendent directement les unes des autres. Il est sans doute plus exact de dire que ce sont trois rameaux, inégalement évolués, divergeant à partir d'un ancêtre commun.

Quel est cet ancêtre ?

Il n'est point vraisemblable de le chercher parmi les Schizophytes où Brefeld place l'origine des Mucorinées.

Mieux fondée est l'opinion de de Bary qui le trouve parmi les Algues Siphonées, par conséquent au voisinage des Vaucheries. La première partie de travail, consacrée aux Vaucheries, nous a en effet fait connaître des dispositifs qui, dans leurs organes de reproduction sexuée, ne sont point sans analogie avec la gamétangie des Mucorinées et des Champignons voisins. Si on considère le caractère évolué du

gamétange femelle des Vaucherias, à certains points de vue plus évolué que ceux des Mucorinées puisqu'un seul noyau sexuel y persiste, le caractère également évolué du sporange, on comprendra que l'ancêtre Siphoné des Champignons Siphomycètes n'est pas dans les Vaucherias mais doit être plutôt cherché parmi les ancêtres des Vaucherias elles-mêmes. Malheureusement l'origine des Vaucherias est obscure. On invoque généralement notre ignorance des formes d'Algues qui leur ont donné naissance ; ne serait-ce point que l'ancêtre commun aux Vaucherias et aux Phycomycètes était un Champignon ?

Quoi qu'il en soit une autre opinion, qui a le mérite de placer les ancêtres communs des Péronosporées, Sapro-légniées, Mucorinées dans un groupe d'êtres connus, est celle de Dangeard qui considère les Chytridinées comme la souche de ces trois familles de Champignons.

Par la diversité des manières d'être des espèces qui la constituent la famille des Chytridinées a tous les caractères d'un groupe nodal, souche de nombreux autres. Quelques-uns de ses représentants sont unicellulaires, d'autres ont une structure cénocylique ; ici les sporanges émettent des spores, là l'émission manque de se faire et le sporange reste indivis ; ici les gamètes sont émis à l'extérieur et copulent par deux, ailleurs il y a mise en communication des gamétanges. On y trouve des formes primitives auprès de formes déjà évoluées et présentant les caractères d'évolution qu'on trouve accentués dans les autres familles de Champignons. Cette variété dans les types de Chytridinées, dans les modalités de leurs reproductions sexuée et asexuée est un des arguments les plus séduisants en faveur d'une descendance commune des Champignons à partir des Chytridinées.

Après avoir reconnu dans les Chytridinées la souche des Mucorinées il nous faut maintenant nous renseigner sur leur descendance. A ce point de vue Brefeld retient son attention sur les organes de reproduction asexuée des Mucor-

rinées ; ces organes ont été transmis par elles, croit-il, aux Ascomycètes et aux Basidiomycètes : les premiers ont hérité des sporanges et des conidies, les derniers ont reçu les seules conidies. Les sporanges sont conservés dans les asques des Ascomycètes, les conidies dans les basides. Nous verrons que ces organes méritent une autre assimilation et que ce ne sont pas de simples appareils de reproduction asexuelle. Nous avons fait ressortir, en étudiant la formation des spores dans les sporanges des Mucorinées, les différences qu'elle offre avec la production des ascospores. D'ailleurs la possession commune de conidies, parfois portées par des conidiophores semblables, est un argument puissant pour affirmer une parenté entre les Champignons qui les possèdent.

De Bary a été au contraire frappé de la ressemblance des gamétanges des Mucorinées et des familles voisines avec des organes analogues des Champignons supérieurs, et il a fondé sur cette comparaison une théorie de la phylogénie des Champignons supérieurs aux dépens des Phycomycètes qui leur ont transmis leur reproduction sexuée.

Nous verrons ce qu'il y a de juste dans l'idée de de Bary ; pour le moment remarquons que, à bien des points de vue, les gamétanges des Mucorinées, ceux des Péronosporées et même ceux des Saprologéniées sont trop évolués pour avoir fourni les organes que de Bary interprétait comme des organes sexuels chez les Ascomycètes. La possession d'organes comparables témoigne d'une commune origine et c'est encore chez les Chytridinées qu'il convient d'aller la chercher.

De ce qui précède il résulte que les Mucorinées tirent leur origine des Chytridinées, et, parmi elles, des Chytridinées où la reproduction sexuelle se fait par l'union de deux gamétanges. En même temps qu'elles, prennent naissance plusieurs groupes importants : Péronosporées, Saprologéniées, Champignons supérieurs. Une parenté plus directe de ces divers groupes avec les Mucorinées est incompatible avec leurs caractères de Champignons relativement très évolués

TROISIÈME PARTIE

CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS

Nous avons étudié, dans les pages qui précèdent, l'évolution de la reproduction sexuelle et de la reproduction asexuelle chez les Mucorinées, et nous avons indiqué incidemment qu'une évolution parallèle a semblablement affecté les organes reproducteurs des autres Phycomycètes.

Nous voulons dans cette troisième partie prendre pour point de départ les dispositifs les plus évolués que nous ont offerts ces Champignons et les suivre jusqu'au terme ultime de leur évolution ultérieure chez les Champignons supérieurs. Cette troisième partie se montre donc comme la suite naturelle de la seconde.

Nous n'étudierons pas un grand nombre d'exemples; il nous suffira de montrer sur un petit nombre de cas que les règles qui ont présidé aux transformations des organes reproducteurs des Champignons inférieurs sont aussi celles qui ont dirigé leur évolution chez les Champignons supérieurs.

Nous étudierons donc chez ces derniers quelques cas de reproduction asexuelle (A) puis quelques exemples de reproduction sexuelle (B).

A. — Reproduction asexuelle.

1. — *Spores externes.*

La grande généralité des spores des Ascomycètes, si on met à part les spores endogènes nées dans les asques, sont

des spores externes, des conidies ; les appareils qui les produisent, les conidiophores, présentent des degrés divers de différenciation ; nous en avons déjà rencontré des exemples au cours de ce travail. Le principal intérêt de cette partie de notre étude est d'établir un rapprochement entre les conidiophores que nous avons étudiés chez les Mucorinées et ceux que nous offrent les Champignons supérieurs.

Un type simple de conidiophore nous a été offert par les *Cunninghamella* ; nous avons considéré qu'il dérive d'un sporange grâce au retard de la séparation de ses spores qui, au lieu de se faire à son intérieur, ont bourgeonné à sa périphérie.

Ce stade primitif de conidiophore est réalisé chez plusieurs Champignons supérieurs, spécialement chez les formes qui avoisinent le genre *Ædocephalum*. Certains *Ædocephalum* sont (Vuillemin, 1886⁴ ; Costantin, 1888 ; Brefeld, 1891, 1892 ; Matruchot, 1903 ; Schmidt, 1909) des formes imparfaites de Pezizinées et de Polyporées qui se trouvent donc posséder les mêmes formes conidiennes que certaines Mucorinées. Tous ces Champignons possèdent des formes conidiennes qui sont arrivées au même stade de leur évolution. On comprend dans ces conditions l'hétérogénéité que nous avons récemment attribuée (Moreau, 1913⁵) aux genres œdocéphalés puisque le caractère qui leur est propre est moins un caractère de groupe naturel que l'expression d'une même étape phylogénique des organes de la reproduction asexuée.

Quoi qu'il en soit, les *Cunninghamella*, les *Ædocephalum*, les *Rhopalomyces*, les *Cephalomyces* et sans doute aussi les *Gonatobotrys*, les *Prachtflorella*, etc., réalisent un type de conidiophore très peu évolué.

Nous avons étudié chez le *Syncephalastrum* une modification de ce type primitif : les conidies portées sur leur tête renflée ne sont plus fonctionnelles ; grâce à un nouveau retard dans la formation des éléments reproducteurs elles

donnent naissance, à leur intérieur, à des spores internes. Quelque chose de tout à fait analogue a eu lieu chez les Champignons supérieurs.

Chez les *Aspergillus* la tête renflée du conidiophore donne une série de bourgeons périphériques qui naissent comme des conidies, le conidiophore des *Aspergillus* passe donc par un stade œdocéphalé. Chacun des bourgeons n'est cependant pas une conidie ; Vuillemin (1910^{1,2}) l'appelle une phialide. Grâce à un retard dans la formation des spores elle ne fonctionne pas elle-même comme une conidie, elle donne naissance à des spores comme la baguette sporogène des *Syncephalastrum*. Ces spores ne se font pas à l'intérieur de la phialide — comme elles se font à l'intérieur de la baguette sporogène chez le *Syncephalastrum* — elles sont externes et sont produites en chaînettes.

Dans cette manière de voir, la phialide d'un *Aspergillus* a pour origine une conidie ; elle est homologue d'une baguette sporogène de *Syncephalastrum*. Un retard nouveau peut faire que la phialide primitive d'*Aspergillus* donne, non des conidies, mais de nouvelles phialides : le cas est réalisé chez *Sterigmatocystis*.

Un fait analogue existe aussi chez les *Syncephalis* où la tête ne porte pas toujours directement les baguettes sporogènes mais en est séparée par un article intermédiaire.

Un retard dans la reproduction asexuelle a donc transformé le sporange primitif en un conidiophore œdocéphalé et celui-ci est un conidiophore porteur de baguettes sporogènes ou de phialides productrices de conidies.

Dans des conidiophores plus évolués on assiste à la disparition complète des dernières traces du sporange primitif ; c'est ainsi que la fructification des *Citromyces* paraît relier celle des *Aspergillus* à la fructification des *Penicillium*. On comprend qu'une transformation plus complète ait effacé les derniers vestiges des formes primitives de la reproduction asexuelle.

Nous avons observé chez *Rhizopus ramosus* des passages graduels d'une ramification ayant pour origine l'avortement d'un renflement sporangial en une ramification n'en présentant aucune trace ; le même phénomène a donné naissance aux appareils conidiophores les plus évolués chez les Ascomycètes.

On considérera donc comme primitives les formes où le sporange non fonctionnel subsiste sous forme d'une vésicule produisant immédiatement des conidies. On attribuera aux conidiophores un caractère d'évolution d'autant plus grande que les spores sont plus tardivement produites. Enfin seront très évoluées les espèces où tout vestige d'un renflement sporangial aura disparu. La classification des *Imperfecti* mérite d'être reprise tout entière en se fondant sur les principes de classification que nous venons d'indiquer.

2. — *Spores internes.*

Nous laisserons de côté dans cette étude les ascospores qui nous apparaîtront plus tard comme différentes des spores qui relèvent de la reproduction asexuelle. Les ascospores ainsi éliminées, les spores internes sont assez rares chez les Champignons supérieurs. C'est que chez eux aucune espèce ne possède de sporanges analogues à ceux des Mucorinées.

C'est pourtant à un type rencontré chez les Mucorinées que nous rapporterons les spores internes que possèdent certains Ascomycètes. Nous avons vu en effet deux sortes de spores internes chez les Mucorinées : les unes naissent dans des sporanges ; les autres, celles des *Syncephalastrum*, sont produites dans des organes dérivés des sporanges. Ce sont ces dernières qu'on retrouve chez quelques Ascomycètes et en particulier chez *Thielavia basicola* Zopf. (1876) (1891).

Thielavia basicola est un Ascomycète qui possède deux

sortes de spores : les unes à membrane brunâtre sont des conidies, les autres reçoivent parfois le nom de conidies endogènes, ce qui constitue un non-sens : ce sont des spores internes. Elles naissent dans des tubes assez semblables à ceux du *Syncephalastrum* et, comme les spores de *Syncephalastrum*, elles sont produites par une condensation du protoplasma autour des noyaux. Chaque tube fournit ainsi plusieurs spores uninucléées qui sont rejetées par son extrémité. Sauf l'expulsion des spores, ce sont les caractères des baguettes sporogènes des *Syncephalastrum*.

Chez les *Syncephalastrum* elles sont portées par une tête renflée qui permet de reconnaître leur exacte signification. Chez le *Thielavia basicola* cette tête a disparu comme elle a disparu dans les conidiophores ; la formation de tubes sporogènes portés directement par le thalle est un état d'évolution comparable à celui d'un phialophore rudimentaire de *Spicaria* lorsque la phialide, solidaire sur le thalle, produit à son extrémité un chapelet de conidies.

La même interprétation s'applique sans doute aux spermaties bacilliformes nées au voisinage des périthèces de *Pixidiophora asterophora* et dont on a voulu faire, à tort pensons-nous, le vestige d'un appareil reproducteur mâle, et sans doute aussi les quelques autres cas de spores internes connus chez les Ascomycètes. Les règles qui ont dirigé l'évolution de la reproduction asexuelle des Mucorinées sont donc aussi celles qui ont orienté celle des Champignons supérieurs.

B. — Reproduction sexuelle.

Nous venons de voir comment, dans la reproduction asexuelle, un retard dans la formation des spores a amené la transformation du sporange en un conidiophore et comment, dans les conidiophores les plus évolués, toute trace du sporange primitif avait disparu.

Une semblable évolution a affecté la reproduction sexuelle. Un retard dans la formation des noyaux sexuels fonctionnels se manifeste déjà dans les gamétanges des Péronosporées, des Saprologniées et des Mucorinées par l'existence d'une ou de plusieurs mitoses préliminaires.

Nous avons considéré comme des Mucorinées très évoluées celles où la fusion des noyaux sexuels était la plus tardive. Ces phénomènes de recul de la fécondation s'accroissent chez les Champignons supérieurs les plus évolués où ils se traduisent par la transformation du gamétange en un gamétange non fonctionnel, en un gamétophore. Les progrès de l'évolution ont ensuite fait disparaître toute trace des gamétanges primitifs.

Il nous suffira de marquer ces deux étapes de l'évolution de la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs en faisant connaître trois séries d'observations :

La première est relative à l'*Aspergillus repens* où subsiste encore un rudiment de gamétange.

La seconde concerne l'*Entyloma calendulae* où tout vestige de gamétange a disparu.

Enfin la dernière s'applique à une *Agaricinée* qui s'écarte du type normal par l'absence de basides et la présence de bulbilles à la place des lamelles ; nous verrons les modifications qu'entraînent, pour la reproduction sexuelle, ces changements dans la morphologie de ce Basidiomycète.

1. *Aspergillus repens* de Bary (1870).

Aspergillus (*Eurotium*) *repens* est une espèce très voisine d'*Aspergillus* (*Eurotium*) *herbariorum* dont Dangeard (1907) a fait connaître les phénomènes histologiques de la formation des périthèces.

Miss Dale (1909) a étudié la formation des périthèces de l'*Aspergillus repens*. Les résultats essentiels de son travail

sont les suivants : l'ascogone renferme de nombreux noyaux qui, avant tout cloisonnement, ou peu après les premiers cloisonnements, présentent des phénomènes de fusion. Il pousse ensuite des hyphes ascogènes ; ceux-ci se cloisonnent et dans leurs articles binucléés les deux noyaux se fusionnent. Chaque article devient plus tard un asque octosporé.

Deux fusions successives atteignent donc les noyaux de l'ascogone : l'une dans l'ascogone jeune, l'autre dans les jeunes asques. La première est interprétée par Miss Dale comme une fusion sexuelle, la deuxième est la karyogamie dangeardienne.

Ces résultats sont différents de ceux que nous-même avons obtenu.

Voici les résultats de nos observations :

Le périthèce débute par la formation d'un ascogone, hyphe de forme spéciale enroulé en spirale et multinucléé (Pl. XIV, fig. 1-2-3). Ce filament spécial est, dans les vues dangeardiennes, ce qui reste de l'un des gamétanges primitifs. L'autre a généralement disparu et rarement on en retrouve des traces sous la forme d'un trophogone, filament sans particularités dans l'espèce que nous étudions où il apparaît, quand il existe, comme le plus précoce des hyphes qui, ultérieurement, entoureront l'ascogone. Nous le représentons (Pl. XIV, fig. 4) dans un cas où l'ascogone est renflé d'une manière anormale.

De Bary a eu le mérite de comparer l'ascogone et le filament qui paraît copuler avec lui aux organes qui, en copulant, donnent l'œuf des Péronosporées. La disparition du trophogone lui paraissait comparable à la disparition de l'anthéridie chez certaines Saprologniées apogames.

Les recherches de Dangeard ont montré jusqu'à quel point cette assimilation est juste. Les deux organes trophogone et ascogone ne sont pas identiques aux gamétanges des Phycomycètes comme le croyait de Bary, mais ils leur sont comparables en ce sens que ce sont des gamétanges

transformés : l'un, le trophogone, a perdu toute fonction dans la reproduction sexuelle ; l'autre, l'ascogone, assure seul la reproduction sexuelle.

De bonne heure l'ascogone s'entoure de filaments stériles, dits filaments recouvrants, qui, en s'enchevêtrant, forment un revêtement autour de l'ascogone. La fructification de l'*Eurotium repens* est donc enveloppée dans une sorte de capsule, c'est un périthèce.

L'ascogone, au sein du périthèce, se fragmente en segments renfermant des noyaux en nombre variable (Pl. XIV, fig. 5-6). Nous n'avons rencontré aucune fusion de noyaux à ce stade. Une fragmentation ultérieure de l'ascogone a lieu qui donne naissance à des articles binucléés (Pl. XIV, fig. 7-8). En même temps l'ascogone se ramifie, de sorte que la cavité du périthèce se remplit d'hyphes contournés, ramifiés, enchevêtrés, à cellules binucléées résultant de la transformation du gamétange primitif (Pl. XIV, fig. 8). Celui-ci ne forme donc pas de gamètes à son intérieur pas plus qu'un conidiophore ne produit de spores dans sa tête renflée. De même que chez ce dernier la formation des spores est ajournée, dans le gamétophore les noyaux sexuels ne sont pas les noyaux primitifs de l'ascogone mais les noyaux, réunis par paires dans les cellules, résultant de la fragmentation de l'ascogone. En effet, ces noyaux se rapprochent et se fusionnent dans chaque cellule (Pl. XIV, fig. 7-8). Le noyau unique qui en résulte se divise trois fois ; chaque cellule renferme donc huit noyaux autour de chacun desquels se forme une spore uninucléée. Ainsi la fusion des noyaux sexuels dans chaque segment de l'ascogone conduit à la formation d'un asque à huit ascospores (Pl. XIV, fig. 8). L'asque apparaît donc comme un organe de fructification qui présente à son origine des phénomènes de karyogamie sexuelle.

L'histoire du périthèce d'*Aspergillus repens* comporte donc une seule fusion de noyaux qui précède immédiatement la formation des ascospores ; la fusion nucléaire qui autre-

fois avait lieu dans les gamétanges après leur union a subi un retard et a été repoussée jusque dans les asques.

Une autre espèce d'*Aspergillus* encore indéterminée nous a fourni les mêmes résultats.

La reproduction sexuelle de ces deux espèces présente donc les caractères essentiels de l'*Eurotium herbariorum* décrit par Dangeard (1906). Ils font de la reproduction sexuelle chez les *Aspergillus* un cas évolué où des deux gamétanges, qui précédemment assuraient la reproduction sexuelle, un seul, l'ascogone, est fonctionnel. Ses noyaux ne sont pas des noyaux sexuels dès le début ; ce n'est qu'après s'être ramifié et cloisonné qu'il renferme des noyaux sexuels ; ceux-ci sont alors réunis deux par deux dans des cellules qui, après leur fusion, se transforment en asques octosporés.

2. *Entyloma Calendulae* (Oudemans 1873), de Bary (1874).

De même que dans les conidiophores les plus évolués toute trace du sporange primitif a disparu, de même les progrès de l'évolution ont effacé dans la reproduction sexuelle tout vestige de gamétange ancestral.

Le terme ultime de cette disparition est réalisé dans l'exemple que nous allons étudier maintenant, chez une Ustilaginée : *Entyloma Calendulae*.

Des observations anciennes sur la spore des Ustilaginées ont conduit à établir son homologie avec la téléutospore des Urédinées et la baside ou l'asque des Basidiomycètes et des Ascomycètes et à affirmer les relations de parenté entre ces diverses familles de Champignons.

Une confirmation de ces vues a été apportée par les recherches histologiques. Les travaux de Dangeard (1894^{3,4}) ont montré que la spore des Ustilaginées, la téléutospore des Urédinées, aussi bien que l'asque et la baside, renferment quand ils sont jeunes deux noyaux qui se

fusionnent. Dangeard a considéré cette karyogamie comme une fécondation et lui a attribué la même valeur qu'aux fusions qui ont lieu dans les cas les mieux caractérisés de reproduction sexuelle.

Cette découverte de Dangeard a donné lieu à toute une série de recherches qui ont montré la grande généralité de la karyogamie dangeardienne chez les Urédinées, les Ascomycètes et les Basidiomycètes.

Les Ustilaginées ont été négligées à ce point de vue et nos connaissances sur l'histologie de cette famille sont à peu près réduites aux données apportées autrefois par Dangeard. Retenons cependant les recherches de Maire (1898), Harper (1899¹), Federley (1904), Lutman (1910), Rawistcher (1912). Dans un intéressant travail ce dernier auteur a réussi à élucider deux modes de formation des cellules binucléées chez les Ustilaginées.

Nous avons eu à notre disposition *Entyloma Calendulae* et nous en avons fait l'étude histologique.

Entyloma Calendulae se développe en parasite dans la feuille du *Calendula arvensis*; ses spores s'y forment en quantité considérable et en groupes assez compacts pour que la feuille attaquée soit facilement reconnaissable aux taches qu'y forme le Champignon.

Les spores de l'*Entyloma Calendulae* sont généralement sphériques et à membrane épaisse. Elles se forment sur le trajet de filaments ou à leur extrémité (Pl. XIV, fig. 9-10-11-12). Jeunes, elles renferment deux noyaux : chacun est sphérique avec un nucléole le plus souvent excentrique (Pl. XIV, fig. 13). Plus tard on les voit se rapprocher en un noyau unique avec deux nucléoles. Les nucléoles excentriques, d'abord diamétralement opposés, se rapprochent bientôt (Pl. XIV, fig. 14-15-16-17). Finalement on obtient un noyau à un seul nucléole (Pl. XIV, fig. 18-19) excentrique ou central; la fusion est terminée.

Le cas de l'*Entyloma Calendulae* ne diffère donc pas essen-

tiellement des autres cas connus chez les Ustilaginées ; son étude n'a pas ici d'autre intérêt que de marquer l'un des termes ultimes de l'évolution de la reproduction sexuelle. A nous qui l'avons suivie depuis son origine et la savons parallèle à l'évolution de la reproduction asexuelle, il nous paraît que la karyogamie de la spore de l'*Entyloma Calendulae* est celle qui autrefois avait lieu dans un gamétange dont les dernières traces ont depuis longtemps disparu.

Cette interprétation, proposée par Dangeard, de la karyogamie des Ustilaginées, ainsi que de celle de la baside et de l'asque, n'a pas été admise sans peine par les biologistes. La découverte de la karyogamie dangeardienne a soulevé dans le monde des biologistes des controverses d'un grand intérêt. On a vu comment elle se présente chez les Ustilaginées : deux noyaux sont réunis dans une même cellule et se fusionnent. Une telle autogamie doit-elle être considérée comme une fusion de nature sexuelle, comme l'expression morphologique de la sexualité ? Au contraire de l'opinion qui veut que la reproduction sexuelle fasse défaut aux Champignons supérieurs, Dangeard prétend que la sexualité se manifeste chez eux par la fusion des noyaux dans la spore des Ustilaginées ou les organes homologues des autres Champignons supérieurs.

Considérons donc quelques-uns des cas de reproduction sexuelle non contestés et envisageons la multiplicité des aspects sous lesquels ils s'offrent à l'observation. Ici les gamètes sont mobiles, là ils sont dépourvus d'organes locomoteurs ; ici ils sont émis librement dans le milieu extérieur, là ils sont retenus attachés à la plante-mère. La structure de ces gamètes est variable : là ils sont pourvus d'un protoplasme riche, ailleurs ils sont presque réduits à un noyau.

Les Mucorinées nous ont offert des cas de gamètes non dissociés ; ici, dans certains cas, les gamètes sont proches parents, parfois frères ; dans d'autres cas aucune proche

parenté n'existe entre eux. En face des gamètes bien différenciés il est des cas où ils sont en tout semblables à des cellules végétatives. Parfois la réduction chromatique accompagne leur formation, parfois ils naissent sans que ce phénomène intervienne dans leur production.

Quelle variété dans les préliminaires de la karyogamie !

Non moins variés sont les phénomènes qui la suivent. Ici le produit de la fécondation germe immédiatement, là il ne se développe qu'après une période de repos. Dans certains cas la germination s'accompagne d'une réduction chromatique, ailleurs celle-ci est reportée à un stade ultérieur du développement. Là l'œuf germe en un appareil végétatif, ici en un appareil de fructification.

Au milieu des modalités diverses que revêtent les phénomènes qui entourent la fécondation, il en est un qui, dans tous les cas, se présente toujours semblable à lui-même : c'est la fusion des noyaux. C'est là le phénomène commun à tous les cas de reproduction sexuelle, c'est le phénomène capital de la reproduction sexuelle ; aucun des autres ne suffit à caractériser une telle reproduction. Au milieu de la mobilité des circonstances qui l'accompagnent la karyogamie apparaît comme le seul phénomène nécessaire à caractériser une reproduction sexuelle.

La karyogamie nécessaire est-elle un caractère suffisant de la reproduction sexuelle ? Nous ne le pensons pas. Il y a des cas où des fusions de noyaux se produisent en dehors de tout phénomène sexuel. Strasburger, Tischler, Ernst, Rosenberg en ont décrit dans l'albumen, Bonnet, dans l'assise nourricière des anthères, Samuels dans les cellules du périanthe ; Bashford et Murray en ont rencontré dans les tissus animaux ; nous-même en avons signalé dans la columelle des sporanges des Mucorinées. Nemec en a provoqué la production dans des circonstances pathologiques. La karyogamie, caractère nécessaire pour définir un acte sexuel, n'est donc pas un critérium suffisant.

Quel est donc le caractère commun aux fusions réputées sexuelles et que ne présente aucune des précédentes ? C'est leur retour périodique : *elles reviennent périodiquement dans un cycle évolutif*. L'essentiel pour qu'une karyogamie soit une fusion sexuelle c'est qu'elle intervienne régulièrement dans un cycle évolutif défini.

Peu importe la façon dont les noyaux sont mis en présence : ce sont des procédés d'ordre végétatif mis au service de la reproduction sexuelle. Peu importent les phénomènes variés qui accompagnent une karyogamie ; si son retour est assuré chaque fois que se déroulera normalement le cycle évolutif auquel elle appartient c'est une karyogamie sexuelle, *c'est la fécondation elle-même*.

La périodicité, le retour régulier dans un cycle évolutif nous paraît *nécessaire et suffisant* pour caractériser comme sexuelle une karyogamie. Cette manière de voir s'oppose à celle de Davis pour qui la fusion ne *suffit* pas à caractériser l'acte sexuel, qui a pour critérium, pense-t-il, l'histoire des éléments qui se fusionnent, et à celle de Nemec qui pense que la karyogamie n'est pas *nécessaire* pour caractériser l'acte sexuel, celui-ci se faisant selon lui grâce à l'union de deux cellules plutôt que par l'union de deux noyaux.

La définition que nous proposons d'une karyogamie sexuelle résulte de l'examen des caractères des différents cas de reproduction sexuelle non contestée. Il est manifeste qu'elle fait rentrer parmi eux, avec les cas d'autogamie des Protozoaires, les cas d'autogamie chez les Champignons (Dangeard, 1901). La fusion dangeardienne prend tous les caractères d'une fusion sexuelle.

En particulier la fusion de noyaux dont nous venons de reconnaître l'existence chez *Entyloma calendule* n'est autre chose qu'une karyogamie qui avait lieu autrefois entre noyaux de deux gamétanges ; les progrès de l'évolution ont fait disparaître ces derniers : à cette disparition correspond un déplacement de la karyogamie sexuelle qui arrive à se

faire dans un organe à peine différent de l'appareil végétatif.

3. *Psathyrella disseminata* Pers. (1891), formerhacophylléenne.

Le déplacement de la karyogamie sexuelle et son report à un stade ultérieur du développement nous apparaît, dans les exemples que nous venons d'étudier, comme le résultat des transformations subies par les organes où cette karyogamie avait lieu primitivement. Un exemple frappant de cette corrélation des variations morphologiques des organes reproducteurs et de la position de la karyogamie sexuelle dans l'histoire nucléaire d'un être vivant nous est offert par une Agaricinée voisine du *Psathyrella disseminata*.

Parmi les transformations les plus intéressantes et les plus rarement rencontrées que peut subir l'appareil reproducteur sexué des Basidiomycètes figure une modification des lamelles qui ne produisent pas de basides et se divisent en fragments arrondis.

Cette transformation a été rencontrée en 1871 par Berkeley dans un Basidiomycète auquel elle a valu de devenir le type d'un genre nouveau, le genre *Rhacophyllus* Berkeley (1871).

Depuis, Patouillard (1901, 1913) a attiré sur elle l'attention des mycologues en signalant plusieurs autres exemples de cette modification ; cependant, comme quelques-uns des Champignons qui la présentent rappellent par leurs autres caractères des Basidiomycètes déjà nommés, Patouillard n'est pas d'avis de les réunir tous dans le genre unique *Rhacophyllus* ; il préfère les répartir, toutes les fois que la chose est possible, parmi les genres déjà existants de Basidiomycètes en mentionnant dans leur description la possibilité d'une fragmentation de leurs lamelles accompagnée de la disparition de leurs basides.

D'autre part, Patouillard a proposé une interprétation des fragments de lamelles ainsi modifiés selon le type rhacophylléen : grâce à leur forme constante, ovoïde ou arrondie, grâce à leur position sous le chapeau des Agaricinées, ils lui paraissent suppléer les basidiospores dans leur rôle reproducteur ; malgré l'insuccès des tentatives de germination de ces organes, il assimile chacun d'eux à une bulbille et désigne sous le nom de bulbillose la curieuse modification qui leur donne naissance.

M. Patouillard a eu l'obligeance de mettre à notre disposition des échantillons atteints de bulbillose fixés dans l'alcool ; aussi nous avons pu (Moreau, 1913⁶) entreprendre l'étude histologique de cette intéressante modification de la structure des lamelles de ces Basidiomycètes. Nos recherches ont porté sur un Champignon de Tunisie considéré par Patouillard comme bien voisin de *Psathyrella disseminata* s'il ne lui est pas identique.

Conformément à la description donnée par Patouillard on trouve à la place de chaque lamelle de petits corps arrondis que relient les uns aux autres de rares hyphes lâches qui sont en rapport avec ceux qui forment le revêtement superficiel de chaque bulbille. Ces hyphes sont ceux du Champignon lui-même et non ceux d'un parasite : nous avons en effet recherché s'il était possible de voir dans un fait de parasitisme l'explication de la production des bulbilles mais nous avons dû abandonner cette hypothèse.

Chaque bulbille est un massif cellulaire, une sorte de petit sclérote, formé de cellules polyédriques ne laissant aucun vide entre elles. Chacune renferme un protoplasme assez dense avec, assez rarement, une ou deux vacuoles. Dans la plupart on trouve deux noyaux.

Elles ont donc la structure binucléée qu'ont ordinairement les cellules des chapeaux des Basidiomycètes.

Leurs deux noyaux sont parfois au contact, dans la position de deux noyaux se préparant à la fusion ; effectivement

on en trouve en cours de fusion renfermant dans un même nucléoplasme deux nucléoles éloignés, puis rapprochés au contact, enfin fusionnés en un seul.

Les cellules primitivement binucléées des bulbilles sont donc le siège de karyogamies. Devenues uninucléées elles ne restent pas à cet état : leur noyau se divise par mitose et nous avons observé cette division : c'est une karyokinèse avec fuseau nucléaire, deux centrosomes et deux chromosomes.

On sait que le nombre deux est le nombre ordinaire des chromosomes des noyaux des Basidiomycètes, c'est en particulier le nombre reconnu par Maire (1902) pour les noyaux du *Psathyrella disseminata*. Dès la première division le noyau de fusion des cellules des bulbilles présente donc le nombre réduit de chromosomes : il a été, dès la première mitose qui suit la karyogamie, l'objet d'une réduction chromatique.

A la suite de cette mitose, le nombre primitif des noyaux des cellules des bulbilles est restitué.

Chaque noyau se divise à nouveau et cette division porte à quatre le nombre des noyaux de chaque cellule. Parfois une mitose supplémentaire a lieu et la cellule peut renfermer six noyaux ; cependant le nombre quatre est la règle.

L'histoire nucléaire d'une cellule des bulbilles comprend donc jusqu'ici une karyogamie suivie d'une réduction chromatique et de deux mitoses successives.

Ce sont précisément les phénomènes qui prennent place dans les basides. Chaque cellule des bulbilles se présente donc, envisagée au point de vue de l'histoire de ses noyaux, comme l'homologue d'une baside.

L'état tétranucléé atteint comme nous venons de le voir n'est pas définitif : en effet, deux des noyaux dégénèrent et le nombre primitif des noyaux de la cellule se trouve restitué.

Nous avons rencontré très fréquemment deux noyaux dans chaque cellule ; nous avons observé très souvent leur fusion :

nous pensons qu'elle a lieu dans toutes ou au moins presque toutes les cellules ; il en est de même de la première mitose. La rareté relative des stades à quatre noyaux et des stades à noyaux dégénérés nous fait croire que la seconde mitose n'a lieu que dans quelques cellules et que beaucoup d'entre elles ayant réalisé à nouveau l'état binucléé à la suite de la première mitose s'en tiennent là ; rapprochons de ce fait cet autre que les basides normales de certaines Agaricinées ne produisent parfois que deux basidiospores dans des espèces qui généralement en donnent quatre.

Nous avons également observé dans les bulbilles qui nous occupent un phénomène tout à fait imprévu : assez souvent la paroi de séparation de deux cellules contiguës se perfore et par le pertuis leurs deux protoplasmes se mélangent ; on obtient ainsi des cellules à quatre, huit ou six noyaux suivant que les cellules en fusion présentent soit deux ou quatre noyaux chacune, soit l'une deux et l'autre quatre.

Ces fusions de cellules sont sans doute en rapport avec la fréquence des anastomoses de filaments et la formation des boucles chez les Champignons supérieurs. Etant donnée l'homologie des cellules qui les présentent avec des basides on peut croire que ces fusions sont l'équivalent de la production par une baside normale, hors d'elle-même, de basidiospores, ce phénomène étant modifié du fait que les cellules sont plongées au sein d'un massif cellulaire.

Il paraît vraisemblable de voir, avec Patouillard, dans ces bulbilles des organes de multiplication du Champignon ; les résultats de nos observations sur leurs caractères histologiques parlent en faveur de cette opinion puisque les noyaux suivent le cours normal de l'évolution des noyaux des Basidiomycètes et puisque le nombre primitif des noyaux des cellules est finalement restitué.

Si l'expérience confirmait cette vue, si les bulbilles donnaient naissance à un mycélium producteur d'un nouveau chapeau porteur de bulbilles semblables aux premières, la

karyogamie que nous venons de signaler dans leurs cellules serait une karyogamie sexuelle, dérivant de la karyogamie sexuelle des Basidiomycètes ordinaires, grâce à un déplacement en relation avec les modifications morphologiques des lamelles du Champignon.

Si la bulbillose n'était pas définitive et si des générations de *Psathyrella* à bulbilles alternaient avec des générations de *Psathyrella* à basides, selon les conditions du milieu, nous aurions affaire à un Champignon présentant deux modes de reproduction sexuelle.

Ce sont là des points que de nouvelles expériences de culture du Champignon à partir des bulbilles pourront seules élucider.

Quoi qu'il en soit, les cellules des bulbilles d'une forme rhacophylléenne bien voisine de *Psathyrella disseminata* se comportent dans leur histoire nucléaire comme les basides normales : la fusion nucléaire qui caractérise ces dernières se trouve ici déplacée en raison des modifications morphologiques des organes où elle se produit. L'absence de formation des basidiospores amène également un phénomène nouveau, la dégénérescence de deux noyaux dans les cellules qui en renferment quatre. Grâce à cette dégénérescence le Champignon revient au stade binucléé. La dégénérescence des noyaux supplémentaires est un nouveau mode de formation d'éléments binucléés chez les Champignons supérieurs.

Ainsi, au fur et à mesure que la karyogamie sexuelle se déplace dans le cycle évolutif des êtres vivants, elle s'entoure de phénomènes préparatoires variés : unions de gamètes, unions de gamétanges, production de gamétophores où la réunion de deux noyaux dans une même cellule s'établit suivant des modes divers.

Ces phénomènes qui forment le cortège de la karyogamie sexuelle ne sont pas, pour être accessoires dans l'acte sexuel, dépourvus d'importance. Ils furent longtemps les seuls considérés comme caractéristiques de la sexualité ;

dans leur variété ils caractérisent les diverses modalités de la sexualité ; nous en avons reconnu quelques-unes au cours de ce travail, nous résumerons dans le chapitre suivant les données que nous avons acquises sur l'histoire de leur évolution.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Notre intention est de résumer ici les faits essentiels que nous avons rencontrés au cours de ce travail et, en réunissant toutes les idées sur l'évolution de la reproduction éparses dans les chapitres précédents, d'indiquer comment on peut relier entre elles les différentes modalités de la reproduction.

On reconnaîtra aisément dans ce chapitre, comme dans les précédents, l'influence des idées dangeardiennes qui ont inspiré ce travail et dirigé nos recherches.

Dans le thalle des *Vaucheries* nous avons fait connaître l'existence d'*éléments chromatiques extranucléaires* nouveaux ; nous avons montré que ce sont des éléments *vivants* dont la *permanence* dans le thalle des *Vaucheries* est assurée par des phénomènes de *division*.

Le thalle des *Vaucheries* produit des organes de reproduction asexuelle qui sont des sporanges indivis, et des organes de reproduction sexuelle : anthéridies et oogones. Une incertitude existe relativement à la structure de ces derniers organes : tous les biologistes récents admettent que l'oogone, multinucléé à l'origine, possède, au moment où il est fécondé par un anthérozoïde, une structure uninucléée, mais le désaccord règne entre eux sur la façon dont est atteinte cette dernière structure. Les uns, avec Oltmanns, voient retourner dans le thalle tous les noyaux de l'oogone sauf un ; l'opinion opposée, représentée par Davis, les fait dégénérer tous à l'exception d'un seul. Nos *recherches sur l'oogone*

des *Vaucheries* apportent une confirmation de cette dernière opinion.

La méthode que nous avons employée paraît à l'abri des critiques que soulèvent les méthodes des auteurs qui nous ont précédé ; en colorant des *filaments* entiers de *Vaucheries* nous échappons à l'incertitude qui s'attache à l'interprétation des organes débités en coupes minces. Cette technique nous a permis de reconnaître, sans que le moindre doute subsiste à cet égard, l'existence d'oogones jeunes *renfermant encore de nombreux noyaux* et déjà séparés du thalle par une cloison ; celle-ci rend impossible tout retour des noyaux dans le thalle ; tous dégénèrent à l'exception d'un noyau privilégié qui seul subsiste dans l'oogone âgé.

Cette structure permet d'assimiler l'oogone à un gamétange qui n'individualise pas ses gamètes ; ceux-ci sont représentés par les noyaux de l'oogone : la plupart ne sont pas fonctionnels et dégénèrent, un seul subsiste et fonctionne comme noyau sexuel.

Par ces phénomènes et par l'ensemble de leur structure les *Vaucheries* ont constitué pour nous une introduction à l'étude des *Mucorinées*.

Nos recherches sur la famille des *Mucorinées* forment la partie essentielle de notre travail ; nous avons étudié dans le détail la structure de leur thalle et celle de leurs divers appareils reproducteurs.

L'étude histologique des *Mucorinées* présente de grandes difficultés ; en étudiant les divers éléments figurés du thalle (*corpuscules métachromatiques, globules oléagineux, mucorine*) nous avons appris à ne pas les confondre avec les nombreux *noyaux* qu'il renferme ; la petite taille des éléments nucléaires est une des difficultés les plus sérieuses de leur étude. Une structure assez particulière leur a été attribuée : Lendner a décrit dans certains cas chaque noyau comme formé de deux masses accolées ; il équivaudrait à un noyau double, à l'ensemble des deux noyaux d'un synkaryon au

sens de Maire ; au cours de nos observations sur des milliers de noyaux, se rapportant à des espèces différentes à toutes les étapes de leur développement, jamais nous n'avons rencontré cette structure. Toujours un noyau normal de Mucorinée comprend sous une membrane nucléaire un nucléoplasme et un nucléole ; il est accompagné d'un centrosome dont nous affirmons la situation extranucléaire au moins dans les cas que nous avons signalés.

Dans les vieilles zygospores les noyaux âgés se montrent avec deux masses chromatiques dont l'une est un nucléole ; elles sont contenues dans le nucléoplasme qui limite la membrane.

Dans les vieilles columelles les noyaux deviennent parfois entièrement chromatiques : c'est là l'indice d'un état de fatigue que confirment d'autres phénomènes présentés par les noyaux voisins.

Nous avons étudié la division des noyaux ; elle se fait soit par le mode direct, soit par le mode indirect.

Par voie directe, c'est une amitose du type des diaspases ; nous l'avons observée dans les filaments et surtout dans les columelles parmi les noyaux entièrement chromatiques ; la coexistence de ces amitoses avec les noyaux chromatiques est en rapport avec l'état maladif qu'on attribue souvent aux noyaux frappés d'amitose.

Les divisions indirectes des noyaux des Mucorinées ont été étudiées dans plusieurs espèces et dans plusieurs organes ; partout elles se sont présentées à nous avec les mêmes caractères : ce sont des karyokinèses qui montrent au stade de la plaque équatoriale deux centrosomes, un fuseau, deux chromosomes. Elles se font en l'absence de membrane nucléaire et après disparition du nucléole.

Lendner, trompé par de fausses apparences, a vu dans un organe, qu'il a pris pour un noyau au repos, deux masses qu'il appelle des chromosomes. Après avoir reconnu l'erreur dans laquelle Lendner est tombé nous nous croyons

autorisé à revendiquer pour nous la découverte des deux chromosomes chez les Mucorinées.

Les divisions, dont nous venons de rappeler les caractères, prennent place dans le thalle, dans les sporanges jeunes, dans les suspenseurs et dans les jeunes zygosporos.

L'étude des *sporangies* a été faite dans neuf espèces. Nous avons été précédé dans cette voie par plusieurs chercheurs ; en particulier Harper a indiqué deux manières d'être des spores dans le jeune sporange : elles peuvent être uninucléées, et reçoivent alors le nom de protosporos, ou bien plurinucléées. Nous avons retrouvé ces deux cas dans plusieurs espèces et nous avons précisé les conditions de la séparation des spores : celles-ci prennent des *aspects amiboïdes*, affectent la forme de territoires protoplasmiques irréguliers réunis quelque temps par des trabécules.

Nous avons fait connaître chez un *Mucor* un mode nouveau de production des spores : le protoplasme du sporange forme des cordons où les noyaux sont alignés ; chaque cordon s'étrangle par places, présentant l'aspect d'un chapelet dont chaque grain devient une spore le plus souvent uninucléée.

L'étude complète des sporanges des Mucorinées comportait l'étude de leurs *columelles*. Dans ces organes destinés à disparaître, où le protoplasma est le siège de courants intenses, les noyaux présentent des aspects particuliers, aberrants : on y trouve les *noyaux entièrement chromatiques* et les *noyaux en amitose* signalés plus haut et, parmi eux, des noyaux offrant des *karyogamies sans signification sexuelle*. L'existence de ces derniers parmi des noyaux qu'on peut considérer comme maladifs ou dégénérésents présente un certain intérêt au point de vue de la signification que nous avons attribuée aux fusions sexuelles à l'origine de la sexualité.

Après avoir étudié les sporanges des Mucorinées, nous avons abordé l'étude des Mucorinées à *conidiophores*. Nous avons étudié l'origine et la structure des conidies et des vè-

sicules qui les supportent dans deux espèces du genre *Cunninghamella*. Nous avons considéré les têtes conidifères comme les homologues des sporanges et les conidies comme homologues des spores.

Enfin, les Mucorinées à *conidies douteuses* ont été étudiées au point de vue histologique. Dans deux espèces du genre *Syncephalastrum* nous avons reconnu que les baguettes fertiles naissent à la façon des conidies des *Cunninghamella* et qu'elles forment à leur intérieur des *spores endogènes*.

Ayant ainsi parcouru les diverses modalités de la reproduction asexuelle des Mucorinées nous avons entrepris l'étude de la *reproduction sexuelle*. Envisagée à ce dernier point de vue la famille des Mucorinées présente une grande homogénéité que l'étude de la reproduction asexuée ne nous avait pas laissé soupçonner.

Dans l'étude de la reproduction sexuelle des Mucorinées nous avons eu à tenir compte des travaux de nombreux devanciers ; il n'en est pas deux qui soient du même avis : Dangeard sur le *Mucor fragilis* et le *Sporodinia grandis*, Lendner sur cette dernière espèce, Grüber et Atkinson sur le *Zygorhynchus Moelleri*, Miss Mc Cornick sur le *Rhizopus nigricans* sont arrivés à des résultats discordants. Nous avons confirmé les résultats obtenus par Dangeard et nous opposons aux résultats discordants des autres auteurs, reposant chacun sur l'étude d'une espèce unique, les résultats concordants que nous avons nous-même obtenus dans l'étude de douze espèces différentes de Mucorinées.

Partout en effet nous avons observé que la zygospore jeune résulte de l'union d'*articles plurinucléés* que nous avons interprétés comme des gamétanges. La jeune zygospore renferme donc de nombreux noyaux. Nous avons observé la division par *mitose* de ces noyaux et nous avons comparé ces mitoses à celles qui prennent place dans les jeunes gamétanges des Péronosporées et des Saprologniées. Elles offrent d'ailleurs les mêmes caractères que celles du thalle, ce qui

élimine la signification de mitoses réductrices qui leur avait été attribuée dans ces derniers Champignons.

La mitose accomplie, les noyaux de la zygospore sont des *noyaux sexuels*. Tous ne sont pas fonctionnels : les uns *dégénèrent*, les autres se placent par deux et se *fusionnent*.

A ce point de vue nous avons constaté des différences entre des espèces parfois voisines. C'est ainsi que chez la plupart des espèces de *Zygorhynchus* les fusions sont, comme dans la plupart des autres Mucorinées étudiées, précoces, nombreuses, les dégénérescences rares ; chez le *Zygorhynchus Dangeardi*, au contraire, les dégénérescences sont prépondérantes, les fusions tardives et rares ; il ne subsiste dans la zygospore âgée que quatre noyaux sexuels, de sorte que la zygospore à maturité complète ne renferme que deux noyaux de fusion. Nous pensons que le retard et la réduction du nombre des fusions sexuelles, l'abondance des noyaux frappés de dégénérescence doivent être considérés comme les indices d'une évolution avancée.

Ces phénomènes de fusion et de dégénérescence ont été rencontrés dans des Mucorinées homothalliques ou hétérothalliques et dans des Mucorinées offrant tous les termes de passage entre la stricte isogamie et l'hétérogamie la plus accusée.

Nous avons donc été conduit par les résultats de nos recherches à rectifier les descriptions données par Lendner, Grüber, Atkinson, Mc Cormick de la reproduction sexuelle des Mucorinées que ces auteurs avaient respectivement observées.

Les observations de Mc Cormick, de Grüber et d'Atkinson méritent une mention particulière :

Miss Mc Cormick a décrit un cénocentre dans la zygospore de *Rhizopus nigricans* ; nous nous sommes assuré que cet organe n'existe pas plus chez cette Mucorinée que chez les autres que nous avons étudiées.

Grüber chez *Zygorhynchus Moelleri* a fait connaître un

mode particulier de formation de la zygospore des Mucorinées : la zygospore tout entière serait femelle, elle serait fécondée par une masse de protoplasma mâle venue du plus gros des deux suspenseurs. Nous avons protesté contre une telle invraisemblance par l'étude de l'espèce en litige confirmée par l'étude de plusieurs autres espèces de *Zygorhynchus*. Les résultats apportés par Atkinson donnent lieu à des observations du même ordre. La reproduction sexuelle des Mucorinées de ce genre rentre donc dans le schéma général de la reproduction sexuelle de toutes les autres Mucorinées.

On ne peut manquer d'être frappé, en considérant les résultats que nous a fournis l'étude des phénomènes intimes de la reproduction sexuelle des Mucorinées, par l'homogénéité que présente à ce point de vue cette famille de Champignons.

La comparaison des mitoses dans le thalle et dans les zygosporos nous a conduit à établir l'évolution nucléaire des Mucorinées et à indiquer comment la haplophase et la diplophase se partagent inégalement leur cycle évolutif.

Ajoutons, pour clore l'exposé des résultats acquis au cours de cette étude des Mucorinées, que nous avons indiqué pour les espèces étudiées les observations éventuelles auxquelles chacune a donné lieu. Rappelons en particulier l'étude de la structure du protoplasma par la méthode des pigments bactériens de Matruchot, les résultats encourageants d'une tentative d'isolement par sélection d'une variété de *Mucor spinescens* caractérisée par la présence de rares épines à la columelle alors que le type présente des épines nombreuses, l'étude des éléments de réserve connus sous le nom de corpuscules métachromatiques, l'étude de la formation de la membrane des zygosporos, la description au moins sommaire des espèces nouvelles que nous avons rencontrées, etc.

Nous avons, enfin, tiré parti de toutes les données précé-

dentes pour essayer de reconnaître les affinités des Mucorinées.

Au cours des deux premières parties de ce travail nous avons observé un certain nombre d'organes reproducteurs différents : « spore », anthéridie, anthérozoïdes, oogone chez les Vaucheries ; spores endogènes, conidies, sporanges, conidiophores, gamétanges, zygosporos chez les Mucorinées ; nous avons essayé de les grouper en nous inspirant de la théorie de la sexualité proposée par Dangeard (1899). Nous les avons fait dériver les uns des autres suivant un petit nombre de principes, communs à la reproduction sexuelle et à la reproduction asexuelle, et sur lesquels nous reviendrons dans un instant. Nous avons, dans notre troisième partie, recherché comment ces principes, qui ont dirigé l'évolution de la reproduction chez les êtres qui nous ont précédemment occupés, peuvent être appliqués dans l'étude des reproductions sexuée et asexuée des *Champignons supérieurs*.

Ceux-ci n'ont pas donné lieu de notre part à des recherches aussi suivies que les précédentes. Il nous a suffi d'indiquer à propos de quelques exemples particuliers — les conidiophores des Ascomycètes, les spores internes des *Thielavia*, la formation des périthèces d'*Aspergillus repens*, la reproduction sexuelle chez *Entyloma calendulae* et chez une Agaricinée d'un caractère aberrant (forme rhacophylléenne de *Psathyrella disseminata*) — comment s'appliquent les règles qui ont présidé à l'évolution de la sexualité et de la reproduction asexuelle chez des Thallophytes moins évolués.

Ce sont ces règles, indiquées çà et là au cours de notre travail, que nous voulons maintenant rassembler. Nous indiquerons donc comment on peut relier les unes aux autres les différentes manières d'être de la reproduction asexuelle et les diverses modalités de la sexualité chez les êtres que nous venons d'étudier.

A plusieurs reprises nous sommes revenu sur les similitudes que présentent la reproduction sexuelle et la repro-

duction asexuelle. Il y a une homologie frappante entre les deux modes de reproduction, et toute modification qui atteint les organes de celle-ci ne manque pas d'avoir sa répercussion sur les organes de celle-là.

Le mode le plus simple et le plus primitif de la reproduction asexuelle est la formation d'un *sporange* d'où sortent des *spores*. C'est le mode réalisé dans un grand nombre de formes inférieures et qui s'est conservé chez un certain nombre de formes évoluées à d'autres points de vue.

Nous avons rencontré chez les *Vaucheries* une modification de ce type primitif : leur *sporange* ne se divise pas en spores ; chaque noyau représente une spore. Ce *manque d'individualisation des spores* est assez rarement réalisé, il constitue pourtant comme on le verra un élément très intéressant de l'évolution de la sporulation.

Chez les *Mucorinées* nous avons étudié une manière d'être du *sporange* qui, pour être encore primitive, présente cependant un certain degré de différenciation ; grâce à ses spores immobiles, grâce à l'existence fréquente d'une columelle, le *sporange* des *Mucorinées* n'est pas tout à fait une formation archaïque.

Nous avons vu ce *sporange* persister sous la forme d'une vésicule renflée chez les *Mucorinées* à conidies et chez les *Mucorinées* à baguettes sporifères.

Une semblable évolution nous a conduit aux divers conidiophores des Champignons supérieurs. Chez quelques-uns on retrouve la trace des *sporange*s ancestraux alors que dans la plupart il n'en subsiste aucun vestige. Les premiers permettent d'affirmer la parenté des *sporange*s et des conidiophores et de dire qu'il y a eu dans ces Champignons *un déplacement de la sporulation*. Au lieu de se produire dans le *sporange*, elle a été retardée : le *sporange* s'est développé en un conidiophore porteur de spores.

Ainsi, c'est sur l'*absence* de dissociation des spores et le déplacement de la *sporulation* qu'a porté l'évolution de la

reproduction asexuelle pour fournir ces deux modifications du sporange primitif : le *sporange indivis* et le *conidiophore*.

Une évolution parallèle, et en tous points comparable, a atteint les organes de la reproduction sexuelle.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, comment cette dernière est caractérisée essentiellement par le *retour périodique et régulier d'une fusion nucléaire*. La rencontre des noyaux, dont la fusion constitue la fécondation, est assurée par divers procédés qui sont précisément les phénomènes de reproduction sexuelle dont nous recherchons la phylogénie.

Nous pensons, avec Dangeard, que le procédé le plus primitif qui ait été réalisé, et celui par lequel la karyogamie paraît s'être introduite dans le cycle évolutif des êtres vivants, apparaît comme *une modification du sporange* qui, au lieu de produire des spores, a fourni des éléments en tout semblables à celles-ci sauf par la difficulté ou l'impossibilité de continuer le développement. Ces *gamètes* ont trouvé dans un processus archaïque d'ordre végétatif, l'autophagie, le moyen de se développer. La fusion des deux noyaux réunis ainsi dans la même cellule a transformé ce processus végétatif en une fécondation. Le *gamétange* se présente ainsi comme l'*homologue du sporange* et le gamète comme l'*homologue de la spore*.

C'est en effet avec des ressemblances considérables avec les sporanges et les spores que se présentent les gamétanges et les gamètes chez les êtres inférieurs ; c'est en particulier sous ces aspects que nous avons rencontré l'anthéridie et les anthérozoïdes de Vaucherries.

A partir de ce type primitif les organes de la reproduction sexuée ont évolué suivant les méthodes qui ont présidé à l'évolution de la sporulation. De même que nous avons rencontré dans la reproduction asexuelle l'absence d'*individualisation des spores* et le *déplacement de la sporulation*, de même nous aurons à étudier dans la reproduction sexuelle

l'absence d'individualisation des gamètes et les déplacements de la karyogamie sexuelle dans le cycle évolutif.

1^o *Non-dissociation des gamètes.* — Nous en avons rencontré des cas fréquents :

Chez les Vaucheries, nous avons interprété l'oogone comme un gamétange où les gamètes ne se séparent pas ; chaque noyau du gamétange représente un gamète de même que chaque noyau du sporange représente une spore. Au moment où le gamète mâle vient féconder l'oogone il ne rencontre pourtant pas un gamétange aux gamètes multiples ; nous avons vu qu'un seul gamète subsiste, les autres ayant subi une dégénérescence.

Cet état de choses est sans doute déjà bien évolué ; il est vraisemblable qu'il n'a pas été atteint du premier coup mais qu'une série d'intermédiaires ménagés le sépare de l'état primitif et qu'une étude d'ensemble des Siphonées permettrait de le retrouver.

Chez les Champignons la non-dissociation des gamètes a une grande extension. On la rencontre déjà dans la famille ancestrale des Chytridinées et on la retrouve, avec des modifications variées, chez les Mucorinées, les Péronosporées, les Saprolegniées et même chez les Ascomycètes.

Nous avons étudié en détail ce mode de reproduction sexuelle chez les Mucorinées. Nous avons vu que l'évolution de la gamétangie s'est faite au sein de la famille des Mucorinées à partir de formes où les gamètes sont tous fonctionnels en passant par des stades où les processus de dégénérescence sont de plus en plus importants pour atteindre des formes très évoluées que caractérise la réduction du nombre des noyaux qui échappent à la dégénérescence.

Les premières phases de cette évolution ont été rencontrées chez plusieurs Mucorinées isogames, mais c'est dans le genre *Zygorhynchus*, une Mucorinée hétérogame, que nous avons pu la suivre jusqu'au bout. Il serait prématuré de conclure que les Mucorinées hétérogames sont plus évoluées

que les Mucorinées isogames : il est possible que les deux groupes forment deux séries parallèles ayant évolué séparément suivant les mêmes règles.

Un fait susceptible de confirmer l'évolution de la gamétangie chez les Mucorinées telle que nous la comprenons est qu'une évolution toute semblable a été rencontrée chez les Péronosporées où le genre *Albugo* présente à ce point de vue la même importance que le genre *Zygoryhynchus*. Le manque de dissociation des gamètes a amené chez les uns et les autres Champignons une évolution qui a suivi les mêmes lois.

Elle se poursuit chez les Champignons supérieurs mais avec une complication qui ne fait que s'ébaucher chez les Siphomycètes. Les mitoses préliminaires de la fécondation amènent un retard dans la production des noyaux sexuels ; ce retard s'accroît chez les Champignons supérieurs et entraîne un déplacement très sensible de la karyogamie sexuelle.

2° *Déplacement de la karyogamie sexuelle dans le cycle évolutif.* — En même temps que s'est introduit dans le cycle évolutif la karyogamie sexuelle un phénomène nouveau est apparu qui semble être la conséquence nécessaire du premier. C'est la *réduction chromatique* dont l'étude est inséparable de celle de la fécondation. Chez les êtres inférieurs la réduction chromatique prend place tout près de la fécondation : c'est le cas réalisé par les Mucorinées ; ailleurs elle est retardée : entre la réduction chromatique et la fécondation s'écoule un tronçon diploïde étendu. Le recul de la réduction chromatique a introduit dans le développement un tronçon diploïde s'opposant au tronçon haploïde qui s'écoule entre la réduction chromatique et la fécondation.

La distinction des tronçons haploïde et diploïde est d'ordre nucléaire. On ne doit pas les confondre avec les phases sporophyte et gamétophyte qui sont en relation avec la reproduction sexuelle ou asexuelle et dont la distinction

est d'ordre végétatif. Ce sont là deux éléments différents de la dissemblance des cycles évolutifs.

On peut comparer divers cycles évolutifs les uns avec les autres : on considérera comme primitifs ceux dans lesquels la réduction chromatique suit de près la fécondation et comme secondaires ceux qui comprennent entre la fécondation et la réduction chromatique une phase diploïde. On arrive ainsi à la notion du déplacement de la réduction chromatique dans le cycle évolutif.

De même la fécondation a été l'objet de semblables déplacements.

Des déplacements de la karyogamie légers et accidentels sont bien connus. Tels sont ceux qui se produisent dans la reproduction des Phanérogames quand un anthérozoïde féconde, au lieu de l'oosphère, une antipode ou une synergide ; dans la reproduction des Muscinées lors de la fécondation d'une cellule du canal ; dans la fusion des noyaux du prothalle de Fougères dans les cas de pseudogamie signalés par Farmer et Moore. C'est encore le même phénomène qui amène à se fusionner les noyaux de la cellule terminale et de la cellule antépénultième d'un crochet ascogène. C'est grâce à lui encore que se fusionnent les noyaux de deux globules polaires, ou qu'un globule polaire peut féconder un ovule.

Mais nous voulons parler de déplacements plus importants et qui se reproduisent avec régularité. C'est ainsi que le cycle évolutif d'une levure où les asques résultent d'une copulation est :

F

(1) *Levure* + *levure* + *levure* + *asque* + *ascospore* + *levure* + ...

En F intervient une fécondation.

Chez quelques Levures (*Saccharomycodes Ludwigi*, *Saccharomyces ellipsoïdus*, *S. turbidans*, *S. intermedius*, *S. validus*) le cycle est différent :

F'

(2) *Levure* + *levure* + *levure* + *asque* + *ascospore* + *levure* + .

Les ascospores se fusionnent et la karyogamie, qui dans le

premier type précède l'asque, se trouve ainsi retardée jusqu'à la copulation des spores en F'. Bien que Nadson ait récemment considéré la formule (2) comme primitive et la formule (1) comme secondaire, nous pensons que la formule (2) dérive de la première par un *retard de la karyogamie sexuelle*.

L'étude que nous avons faite d'un Champignon à bulbilles nous a fait connaître un déplacement de la karyogamie sexuelle en rapport avec les modifications morphologiques de la structure de ce Champignon.

De tels déplacements ne sont pas absolument rares et nous allons montrer comment ils peuvent rendre compte des particularités de la sexualité chez les Champignons supérieurs.

On peut imaginer que ceux-ci avaient autrefois un cycle évolutif assez analogue au suivant :

F

(3) *Sporophyte + gamétophyte + œuf + sporogone + sporophyte + ...*

Le sporophyte pouvant être formé par un nombre indéterminé de générations, d'ailleurs différentes les unes des autres, productrices de sporanges ou de conidiophores variés ; le sporogone issu de la germination de l'œuf est un asque primitif.

Supposons que la fécondation ait été retardée, cela revient à dire que les gamétanges du gamétophyte renferment des gamètes non fonctionnels. Le gamétophyte, continuant de végéter, se prolonge alors dans un appareil G' nouveau dans le cycle évolutif. C'est dans cet appareil que se fait la karyogamie. Le cycle devient :

F'

(4) *Sporophyte + gamétophyte + G' + œuf + sporogone + sporophyte + ...*

Cette formule convient aux Ascomycètes qui n'ont plus de gamétanges fonctionnels. La karyogamie a lieu en F', elle donne un œuf qui germe en un asque.

Le retard dans la fécondation a causé la formation d'un

organe nouveau G' qui, avec les hyphes qui l'entourent, forme un périthèce. L'appareil qui prolonge le gamétophyte est un gamétophore et sa production est comparable à celle du conidiophore aux dépens du sporange ; il y a eu *retard dans la karyogamie* comme il y a eu *retard dans la formation des spores*. De même que tout vestige de sporange a disparu dans les conidiophores les plus évolués, toute trace de gamétange a disparu chez la plupart des Champignons supérieurs. Ce n'est que chez les Ascomycètes que des traces peuvent être retrouvées chez quelques genres ; chez les Basidiomycètes elles ont complètement disparu.

En résumé, les progrès de l'évolution des appareils de la reproduction asexuelle se sont faits d'une part grâce au manque d'individualisation des spores, d'autre part grâce au déplacement du lieu et du temps de leur formation. Les organes de la reproduction sexuelle ont évolué d'une manière parallèle en suivant les mêmes principes. Manque d'individualisation des gamètes, déplacement de la karyogamie sexuelle nous paraissent, chez les êtres que nous venons d'étudier, les facteurs prépondérants de l'évolution de la sexualité.





INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Agardh. — *Synopsis algarum Scandinaviae*, p. 46, 1817.
- Arnoldi. — *Einführung in das Studium der niederen Organismen* (en russe), 1908.
- Atkinson. — *The morphology of Zygorhynchus and its relations to the Ascomycetes* (Science, N. S., t. XXV, p. 151, 1912).
- Bachmann (H.). — *Mortierella Van Tieghemi*, *Beitrag zur Physiologie der Pilze* (Jahr. f. wiss. Bot., t. XXXIV, p. 279, 1899).
- Bainier (G.). — *Deux nouvelles espèces de Syncephalastrum* (Mycothèque de l'Ecole de Pharmacie de Paris. Bull. Soc. Myc. de France, t. XXIII, 1907).
- de Bary (A. et Woronin (M.). — *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, 1866. 1870.
- de Bary (A.). — (Botanische Zeitung, vol. XXXII, p. 105, 1874).
- Behrens. — *Einige Beobachtungen über die Entwicklung des Oogons und der Oosphäre von Vaucheria* (Ber. d. d. Bot. Ges., t. VIII, p. 341, 1890).
- Berkeley. — *The fungi of Ceylan*. (Journ. of. the Linn. Soc. Bot., vol. XI, p. 559, 1871).
- Berlese (A. N.) et de Toni (J.-B.). — *Phycomyceteae* (Sylloge Fungorum de Saccardo, vol. VII, 1888).
- Berthold. — *Studien über Protoplasmamechanik*, 1886.
- Blakeslee (A. F.)¹. — *Zygospore formation, a sexual process* (Science, N. S., vol. XIX, n° 492, p. 864-866 ; June 3, 1904).
- Blakeslee (A. F.)². — *Sexual reproduction in the Mucorineae* (Contribution from the cryptogamic laboratory of Harvard Univ., LVIII. — Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Sc., vol. XL, n° 4, August 1904).
- Blakeslee (A. F.)³. — *Two conidia-bearing Fungi, Cunninghamella and Thamnocephalis n. gen.* (Bot. Gaz., 1905).
- Blakeslee (A. F.)⁴. — *Zygospore germinations in the Mucorineae* (Ann. Mycol., vol. IV, n° 1, 1906).
- Blakeslee (A. F.)⁵. — *Zygospores and sexual strains in the common bread-mould, Rhizopus nigricans*. (Science, N. S., vol. XXIV, p. 118-122, 1906).
- Blakeslee (A. F.). — *Heterothallism in bread-mold, Rhizopus nigricans* (Bot. Gaz., t. XLIII, p. 414-418, juin 1907).

- Blakeslee A. F.**). — *Conjugation in the heterogamic genus Zygorhynchus*. (Myc. Centrbl., Bd. 2, p. 241, 1913).
- Brefeld (O.)**. — *Untersuchungen über Schimmelpilze*, II, 1872 ; IV, 1881.
- Brefeld (O.)**. — *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie*, IX, 1891 ; X, 1892.
- Breslau (M^{me} A.)**. — *A propos du dimorphisme sexuel des Mucorinées* (Bull. Soc. Bot. Genève, p. 228, 1912).
- Büsgen**. — *Die Entwicklung der Phycomycetensporangien* (Jahr. f. wiss. Bot. Bd 13, 1882).
- Campbell (D. H.)**. — *Some abnormal forms of Vaucheria* (American Naturalist, t. XX, p. 552, 1886).
- Chamberlain (Ch. J.)**. — *Methods in Plant histology*, 2^e éd., Chicago, 1905.
- Claussen (P.)**. — *Ueber Eientwicklung und Befruchtung bei Saprolegnia monoïca* (Ber. d. d. Bot. Ges. Festchr., t. XXVI, p. 114-161, 1908).
- Cohn**. — Cf. Schröter, 1886.
- Corde**. — *Icones fungorum*, t. II, 1838.
- Cormick (Miss Fl. Mc)**. — *Homothallic conjugating in Rhizopus* (Bot. Gaz., p. 229-230, mars 1911).
- Cormick (Miss Fl. Mc)**. — *Development of the zygosporangium of Rhizopus nigricans* (Bot. Gaz., p. 66-67, janv. 1912).
- Costantin**. — *Les Mucédinées simples* (Paris, 1888).
- Cunningham**. — *Choanephora* (Trans. Linn. Soc., ser. 2, Bot., vol. I, 1878).
- Dale (Miss E.)**. — *On the Morphology and Cytology of Aspergillus repens de Bary* (Ann. Mycol., vol. VII, n^o 3, p. 215-225, 1909).
- Dangeard (P. A.) et Léger (M.)** ¹. — *Recherches sur la structure des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 19 février 1894).
- Dangeard (P. A.) et Léger (M.)** ². — *La reproduction sexuelle des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 5 mars 1894).
- Dangeard (P. A.)** ³. — *Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons* (Le Bot., t. III, p. 221-281, 1894).
- Dangeard (P. A.)** ⁴. — *La reproduction sexuelle de l'Entyloma Glauicii* (Le Bot., t. IV, p. 12-17, 1894).
- Dangeard (P. A.) et Sappin-Trouffy**. — *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse chez les Urédinées* (Le Bot., série IV, 1895).
- Dangeard (P. A.)**. — *Théorie de la sexualité* (Le Bot., série VI, p. 263-290; 1899).
- Dangeard (P. A.)**. — *La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs comparée à celle de l'Actinosphaerium* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XVII, p. 100, 1901).
- Dangeard (P. A.)**. — *Un nouveau genre de Chytridiacées, le Rhabdium acutum* (Le Bot., t. IX, p. 21-23, 1903).
- Dangeard (P. A.)** ¹. — *La fécondation nucléaire chez les Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 12 mars 1906).
- Dangeard (P. A.)** ². — *Les ancêtres des champignons supérieurs* (Le Bot., t. IX, 1903 à 1906).

- Dangeard (P. A.). — *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (Le Bot., t. X, 1907).
- Davis (B. M.). — *Oogenesis in Saprolegnia* (Bot. Gaz., t. XXXV, p. 233, 1903).
- Davis (B. M.). — *Oogenesis in Vaucheria* (Bot. Gaz., vol. XXXVIII, 1904).
- Desroche (P.)¹. — *Transformation expérimentale de Vaucheria terrestris en Vaucheria geminata* (C. R. Soc. Biol., p. 968, 4 juin 1910).
- Desroche (P.)². — *Sur une transformation de la sexualité provoquée chez une Vaucherie* (C. R. Soc. Biol., p. 998, 11 juin 1910).
- Ehrenberg. — *Sylvæ Mycologicæ*, 1818.
- Ehrenberg. — *Nova acta Acad. Leop.*, p. 198, 1820.
- Ehrenberg. — *Verhandl. der Gesellsch Natur. Freund. zu Berlin*, I, p. 98, 1829.
- Federley (H.). — *Die Copulation der Conidien bei Ustilago Tragopogipratensis Pers.* (Öfversigt af Finska Vetensk. Soc. Forhandlingar, t. XLVI, n° 2, 1904).
- Fischer (A.). — *Phycomyceten* (Rabenhorst's Kryptogamen Flora, 1892).
- Golenkin. — *Algologische Mitteilungen* (Bull. d. Nat. de Moscou, 1899).
- Grossman (H.). — *The occurrence of Zygorhynchus Moelleri in Michigan* (13th. Report Michigan Academy of Science, p. 204-207, 1911).
- Grüber (E.). — *Ueber das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporien von Sporodinia grandis* (Ber. d. d. Bot. Ges., Bd 19, H. 2, taf. 2, p. 51-55, 1901).
- Grüber (E.). — *Einige Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei Zygorhynchus Mölleri Vuill.* (Ber. d. d. Bot. Ges., Bd 30, H. 3, 1912).
- Guéguen (F.)¹. — *Recherches sur le Mucor sphaerosporus Hagem. Les variations et la cytologie de ses chlamydospores* (Journ. of Bot., t. XXII, p. 215-243, 10 nov. 1909).
- Guéguen (F.)². — *Sur le développement des Chlamydospores du Mucor sphaerosporus Hagem et leur structure en milieux fixes et en milieux agités.* (C. R. Soc. Biol., LXVII, p. 523-524, 1909).
- Guéguen (F.)³. — *Sur l'existence de sclérotés chez une Mucorinée* (C. R. Ac. Sc., t. CXLIX, p. 868-870, 15 nov. 1909).
- Guilliermond (A.). — *A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine* (Archiv. f. Protistenk., t. XIX, p. 289-309, 1910).
- Hagem (O.). — *Untersuchungen über norwegische Mucorineen* (Videnskabs-selskabets Skrifter, I. Math. Naturv. Klasse, n° 7, Christiana, 1907).
- Hagem (O.). — *Neue Untersuchungen über norwegische Mucorineen* (Ann. Mycol., vol. VIII, n° 3, p. 265-286, 1910).
- Harper (R. A.). — *Beiträge zur Kenntniss der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus* (Ber. d. d. Bot. Ges., t. XIII, 1895).
- Harper (R. A.). — *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten* (Jahr. f. wiss. Bot., t. XXIX, p. 656, 1896).
- Harper (R. A.)¹. — *Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts* (Trans. of the Wisc. Acad., t. XII, part II, p. 475-498, 1899).

- Harper (R. A.)** ². — *Cell Division in Sporangia and Asci* (Ann. of Bot., t. XIII, n° 52, p. 467-525, déc. 1899).
- Harper (R. A.)**. — *Sexual reproduction and the organization of the nucleus in certain Mildews* (Carnegie Institution of Washington, n° 37, 1905).
- Heidinger.** — *Die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria* (Ber. d. d. Bot. Ges., Bd 26, p. 313, 1908).
- Henckel.** — *Einige Beobachtungen zur Histologie der Mucoraceen* [Scripta botanica Horti Univers. Petropolitanæ, fasc. 23, p. 124-130 (russe) et 131-132 (résumé allemand), 1905-1906].
- Hick (T.)**. — *On a case of apogamy in Vaucheria hamata (Vauch.) Lyngb.* (Bot. Jahresber., t. XVIII, 1, p. 266, 1890).
- de Istvánffi (Gy.)**. — *A penészek sejt magváról* (De fungorum nucleis) (Magyar Növénytani Lapok XIII, p. 33-46, 1889).
- de Istvánffi (Gy.)**. — *Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze* (Ber. d. d. Bot. Ges., t. XIII, p. 452-467, 1895).
- Klebahn.** — *Studien über Zygoten* (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd 24, p. 237, 1892).
- Korpatchewska (Mlle I.)**. — *Sur le dimorphisme physiologique de quelques Mucorinées hétérothalliques* (Bull. Soc. Bot. Genève, vol. I, 1909).
- Kunze.** — *Mykologische Hefte, II*, p. 113, 1823.
- von Kurssanow.** — *Ueber die Teilung der Kerne bei Vaucheria* (Moskau, 1911).
- Léger (M.)** ¹. — *Recherches histologiques sur le développement des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 18 mars 1895).
- Léger (M.)** ². — *Structure et développement de la zygospore du Sporodinia grandis* (Rev. gén. de Bot., t. VII, p. 481, 1895).
- Léger (M.)**. — *Recherches sur la structure des Mucorinées* (Thèse Paris, Poitiers, 1896).
- Lendner (A.)**. — *Sur quelques Mucorinées* (Bull. de l'Herbier Boissier, 2^e série, t. VII, 1907).
- Lendner (A.)** ¹. — (Bull. de l'Herbier Boissier, 2^e série, t. VIII, n° 1, janv. 1908).
- Lendner (A.)** ². — *Recherches histologiques sur les zygospores du Sporodinia grandis* (Bull. de l'Herbier Boissier, 2^e série, t. VIII, p. 77, 1908).
- Lendner (A.)** ³. — *Les Mucorinées de la Suisse* (Matériaux pour la flore cryptogamique de la Suisse, vol. III, fasc. I, Berne, 1908).
- Lendner (A.)**. — *Observations sur les zygospores des Mucorinées* (Bull. Soc. Bot. de Genève, 2^e série, vol. II, p. 56-59, 1910).
- Le Roy Harvey (H.)**. — *Branching sporangiophores of Rhizopus* (Bot. Gaz., vol. XLIV, n° 5, p. 382, nov. 1907).
- Link.** — *Species plantarum*, t. VI, 1824.
- Lutman (B. F.)**. — *Some contributions to the life history and cytology of the Smuts* (Trans. Wis. Acad., t. XVI, part. II, p. 1191-1244, 1910).
- Maire (R.)**. — *Sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des sporidies-levures chez Ustilago Maydis* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XIV, p. 161-173, 1898).

- Maire (R.).** — *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes* (Thèse, Paris, 1902).
- Maire (R.).** — *Analyse d'un article de Pavillard : Remarques sur l'évolution des Urédinées* (Myc. Centralbl. 1912).
- Mangin.** — *Observations sur la membrane des Mucorinées* (Journ. de Bot., t. XIII, p. 209, 276, 307, 339, 371 ; 1899).
- Matruchot (L.).** — *Sur la structure du protoplasma fondamental dans une espèce de Mortierella* (C. R. Ac. Sc., t. CXXIII, p. 1321, 28 déc. 1896).
- Matruchot (L.)¹.** — *Sur la structure et l'évolution du protoplasma des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVI, p. 1363, 9 mai 1898).
- Matruchot (L.)².** — *Sur une méthode de coloration du protoplasma par les pigments bactériens* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVII, p. 830, 21 nov. 1898).
- Matruchot (L.)³.** — *Sur une méthode de coloration du protoplasma par les pigments des Champignons* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVII, p. 881, 28 nov. 1898).
- Matruchot (L.).** — *Sur une structure particulière du protoplasma chez une Mucorinée et sur une propriété générale des pigments bactériens et fongiques* (Miscellan. biol. dédiées au prof. A. Giard, p. 452-475, 1899 — et Revue gén. de Bot., t. XII, 1900).
- Matruchot (L.).** — *Une Mucorinée purement conidienne, Cunninghamella Africana* (Ann. Mycol., t. I, 1903).
- Miyake.** — *The fertilization of Pythium de Baryanum* (Ann. of Bot., 1901).
- Moreau (F.)¹.** — *Première note sur les Mucorinées. Le noyau au repos. Le noyau en division : mitose et amitose* (Bull. Soc. Myc. France, t. XXVII, 2^e fasc., p. 204-209, 1911).
- Moreau (F.)².** — *Deuxième note sur les Mucorinées. Fusions de noyaux et dégénérescence nucléaire dans la zygospore. Fusions de noyaux sans signification sexuelle* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXVII, 3^e fasc., p. 334-341, 1911).
- Moreau (F.)³.** — *Sur des éléments chromatiques extranucléaires chez les Vaucheria* (Bull. Soc. Bot. Fr., t. LVIII, p. 452-455, 1911).
- Moreau (F.)⁴.** — *Les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle chez quelques Mucorinées hétérogames* (Bull. Soc. Bot. Fr., p. 618-623, 1911).
- Moreau (F.)¹.** — *Sur la reproduction sexuée de Zygorhynchus Moelleri Vuill.* (C. R. Soc. Biol., t. LXXIII, p. 14, 6 juillet 1912).
- Moreau (F.)².** — *Une nouvelle Mucorinée hétérogame Zygorhynchus Dangeardi, sp. nov.* (Bull. Soc. Bot. Fr., p. LXVII-LXX, session extraordinaire, 1912).
- Moreau (F.)³.** — *Les phénomènes morphologiques de la reproduction sexuelle chez le Zygorhynchus Dangeardi Moreau* (Bull. Soc. Bot. Fr., p. 717-719, 22 nov. 1912).
- Moreau (F.) et Moreau (M^{me} F.).** — *Les corpuscules métachromatiques et la phagocytose* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXIX, p. 170-173, 1912).
- Moreau (F.)¹.** — *Les karyogamies multiples de la zygospore de Rhizopus nigricans* (Bull. Soc. Bot. Fr., 1913).

- Moreau (F.)**². — *Une nouvelle espèce de Circinella*, *C. conica* nov. sp. (Bull. Soc. Myc. Fr., séance du 3 avril 1913).
- Moreau (F.)**³. — *Une nouvelle espèce de Rhizopus*, *R. ramosus* nov. sp. (Bull. Soc. Bot. Fr., séance du 11 avril 1913).
- Moreau (F.)**⁴. — *Une nouvelle Mucorinée du sol*, *Zygorhynchus Bernardi* nov. sp. (Bull. Soc. Bot. Fr., 1913).
- Moreau (F.)**⁵. — *Sur une nouvelle espèce d'Ædocephalum* (Bull. Soc. Myc. Fr., 1913).
- Moreau (F.)**⁶. — *Étude histologique de la bulbillose des lames chez un Agaric.* (Bull. Soc. Myc. Fr. 1913).
- Moreau (M^{me} F.)**¹. — *Les corpuscules métachromatiques chez les Algues* (Bull. Soc. Bot. Fr. 1913).
- Moreau (M^{me} F.)**². — *Les phénomènes de la karyokinèse chez les Urédinées* (Bull. Soc. Bot. Fr., 1913).
- Nadson (G.-M.) et Brullova (L.-P.)**. — *Zellkerne und metachromatische Körner bei Vaucheria* (Bull. Jard. Bot. Imp. St-Petersb., nos 5-6, 1908).
- Namylowski (B.)**. — *Rhizopus nigricans et les conditions de la formation de ses zygospores* (Bull. Ac. Sc. de Cracovie, Cl. des sc. math. et nat., p. 676-692, juillet 1906).
- Namylowski (B.)**. — *Zygorhynchus Vuilleminii : une nouvelle Mucorinée isolée du sol et cultivée* (Ann. Mycol., vol. VIII, n° 2, 1910).
- Nichols (G.)**. — *Abnormal fruiting of Vaucheria* (Bot. Gaz., t. XX, p. 268, 1895).
- Oltmanns (F.)**. — *Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria* (Flora, t. LXXX, p. 388-420, 1895).
- Oudemans (C.)**. — (Archives néerlandaises, vol. VIII, p. 42, 1873).
- Oudemans (C.)**. — *Revision des Champignons des Pays-Bas*, II, 1897.
- Oudemans (C.)**. — *Contribution à la flore mycologique des Pays-Bas*, XIX, sér. 2 (Arch. néerl., 2, p. 276, 1901).
- Patouillard (N.)**. — *Champignons Algéro-Tunisiens nouveaux ou peu connus* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XVII, p. 182, 1901).
- Patouillard (N.)**. — (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXIX, 1913).
- Persoon**. — *Synopsis methodica fungorum*, 1801.
- Pringsheim (N.)**. — *Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes* (Monatsber. d. Akad. d. wiss. Ges. Abh. 1, Berlin 1855).
- Ramsbottom (J.)**. — *Analyse de l'article de Grossmann (1911) : The occurrence of Zygorhynchus Moelleri in Michigan* (Myc. Centralbl., p. 375, nov. 1912).
- Rabenhorst**. — *Flora Europea Algarum* (1868).
- vom Rath (O.)**. — *Ueber die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden.* (Zool. Anz. 1891).
- Rawitscher (F.)**. — *Beiträge zur Kenntniss der Ustilagineen* (Zeits. f. Bot., 4^e Jahrg. H. 10, p. 673-706, 1912).
- Reinsch**. — *Eine neue Vaucheria der Corniculatae, sowie über gynandrische Bildung bei Vaucheria* (Ber. d. d. Bot. Ges., t. V, p. 189-192, mai 1887).

- Schmidt (E.-W.).** — *Oedoecephalum glomerulosum* Harz., *Nebenfruchtformen zu Pyronema omphaloïdes* (Bull.) Fckl. (Centrbl. f. Bakt., Abt. 2, 1909).
- Schmitz (F.).** — *Ueber die Zellkerne der Thallophyten* (Sitz. Ber. d. niederrhein. Ges. in Bonn., p. 345, 1879).
- Schröter (J.).** — *Kryptogamen Flora von Schlesien*, 1886.
- Schröter (J.).** — *Mucorineae* (Engler et Prantl : Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1897).
- Stadel (O.).** — *Ueber einen neuen Pilz, Cunninghamella Bertholletiae* (Diss. Kiel, in-8°, 35 p., 1911).
- Stevens (F.-L.).** — *The compound oosphere of Albugo Bliti* (Bot. Gaz., t. XXVIII, p. 149, 1899).
- Stevens (F.-L.).** — *Gametogenesis and fertilization in Albugo* (Bot. Gaz., t. XXXII, p. 77, 1901).
- Stevens (F.-L.) et Stevens (A.-C.).** — *Mitosis of the primary nucleus in Synchronium decipiens* (Bot. Gaz., t. XXXV, p. 405, 1903).
- Strasburger (E.).** — *Zellbildung und Zellteilung*, 3 Aufl. Iena, 1880.
- Swingle (D.-B.).** — *Formation of the spores in the sporangia of Rhizopus nigricans and of Phycomyces nitens* (N. S. Dept. Agric. Bur. Pet. Ind. Bull., t. XXXVII, p. 9-40, 1903).
- Thaxter (R.).** — *On certain new or peculiar N. American Hyphomycetes*, I. *Oedoecephalum, Rhopalomyces and Sigmoidomyces* (Bot. Gaz., vol. XVI, 1891).
- Thaxter (R.).** — *New or peculiar Zygomycetes Syncephalastrum and Syncephalis* (Bot. Gaz., t. XXIV, p. 1, 1897).
- Thaxter (R.).** — *Mycological Notes : A new England Choanephora* (Rhodora, vol. V, 1903).
- Trentepohl.** — *Die Algen des Süßwassers nach ihren Entwicklungsstufen dargestellt* (Bamberg, 1814).
- Trow.** — *On the fertilization in the Saprolegniae* (Ann. of Bot., t. XVIII, 1904).
- Unger (Fr.).** — *Die Pflanze im Moment der Tierwerdung* (Wien, 1843).
- Van Tieghem et Le Monnier.** — *Recherches sur les Mucorinées* (Ann. Sc. Nat., 5^e série, t. XVII, p. 261-399, 1873).
- Van Tieghem.** — *Nouvelles recherches sur les Mucorinées* (Ann. Sc. Nat., 6^e série, t. I, 1875).
- Van Tieghem.** — *Troisième mémoire sur les Mucorinées* (Ann. Sc. Nat., 4^e série, 1876).
- Vaucher (J.-B.).** — *Histoire des Conferves d'eau douce contenant leurs différents modes de reproduction et la description de leurs principales espèces suivie de l'histoire des Tremelles et des Ulves d'eau douce* (Genève, 1803).
- Villard (J.).** — *Contribution à l'étude cytologique des Zoochlorelles* (C. R. Ac. Sc., 25 mai 1903).
- Vuillemin (P.)¹.** — *Sur le Polymorphisme des Pezizes* (Ass. franç. pour l'Av. des Sc., Congrès de Nancy, 1886).

- Vuillemin (P.)**². — *Sur un cas particulier de la conjugaison des Mucorinées* (Bull. Soc. Bot. Fr., 2^e série, t. VIII, p. 236-238, 30 avril 1886).
- Vuillemin (P.)**. — *Etudes biologiques sur les Champignons* (Bull. Soc. des Sc. de Nancy, 1887).
- Vuillemin (P.)**. — *Les Céphalidées* (Bull. Soc. des Sc. de Nancy, 1902).
- Vuillemin (P.)**⁴. — *Importance taxinomique de l'appareil zygosporé des Mucorinées* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XIX, p. 106-118, 1903).
- Vuillemin (P.)**². — *Le genre Tieghemella et la série des Absidiées* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XIX, p. 119-127, 1903).
- Vuillemin (P.)**. — *Les bases actuelles de la systématique en mycologie* (Progressus rei botanicae, Bd II, p. 1-171, 1908).
- Vuillemin (P.)**. — *Matériaux pour une classification rationnelle des Fungi imperfecti* (C. R. Ac. Sc., p. 883-884, 4 avril 1910).
- Vuillemin (P.)**. — *Les Conidiosporés* (Bull. Soc. des Sc. de Nancy, 1910).
- Wasielewski**. — *Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose* (Jahrb. f. wiss. bot., t. XXXVIII, p. 377-420, 1904).
- Wehmer**. — *Der Mucor der Hanfrötle, Mucor hiemalis nov. sp.* (Ann. Mycol., vol. I, n^o 1, p. 37-41, 1903).
- de Wèvre (A.)**. — *Le noyau des Mucorinées* (Bull. Soc. roy. de Bot. de Belgique, 1^{re} partie, 1891).
- Zopf (W.)**. — *Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg*, p. 101, juin 1876.
- Zopf (W.)**. — *Ueber die Wurzelbraune der Lupinen, eine neue Pilzkrankheit* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd 1, p. 72-76, 1891).
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- 1° Les hémosporidies ; cycle évolutif, classification et affinités ;
- 2° Les relations de l'Aquitaine et du bassin de Paris aux temps secondaires.

Vu et approuvé, Paris, le 16 avril 1913.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Paul APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
Introduction.	1

PREMIÈRE PARTIE

VACCHÉRIES.

Introduction.	3
A. Le thalle.	4
B. La reproduction asexuelle.	5
C. La reproduction sexuelle.	6

DEUXIÈME PARTIE

MUCORINÉES.

Introduction.	13
CHAPITRE I. — Le thalle.	15
CHAPITRE II. — La reproduction asexuelle.	23
A. Mucorinées à sporanges.	25
B. Mucorinées à conidiophores.	40
C. Mucorinées à conidies douteuses.	42
CHAPITRE III. — La reproduction sexuelle.	47
CHAPITRE IV. — L'évolution nucléaire des Mucorinées.	85
CHAPITRE V. — Les affinités des Mucorinées.	88

TROISIÈME PARTIE

CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS.

Introduction.	93
A. Reproduction asexuelle.	93
B. Reproduction sexuelle.	97
Résumé et conclusions.	113
Index bibliographique.	129

PLANCHE I (1)

Vaucheria uncinata. Ktz.

FIG. 1. — Fragment du thalle montrant les nombreux chloroleucites, les noyaux et des éléments chromatiques extranucléaires.

FIG. 2. — Jeune oogone et jeune anthéridie.

FIG. 3. — L'oogone se creuse d'une vacuole centrale.

FIG. 4. — Il se forme une cloison à la base de l'oogone multinucléé.

FIG. 5. — Dégénérescence de la plupart des noyaux de l'oogone. (Non à la chambre claire.)

(1) Toutes nos figures, sauf indication contraire, sont la reproduction de figures faites à la chambre claire. Le grossissement est en général de 1100 environ; les exceptions seront signalées dans l'explication des planches.

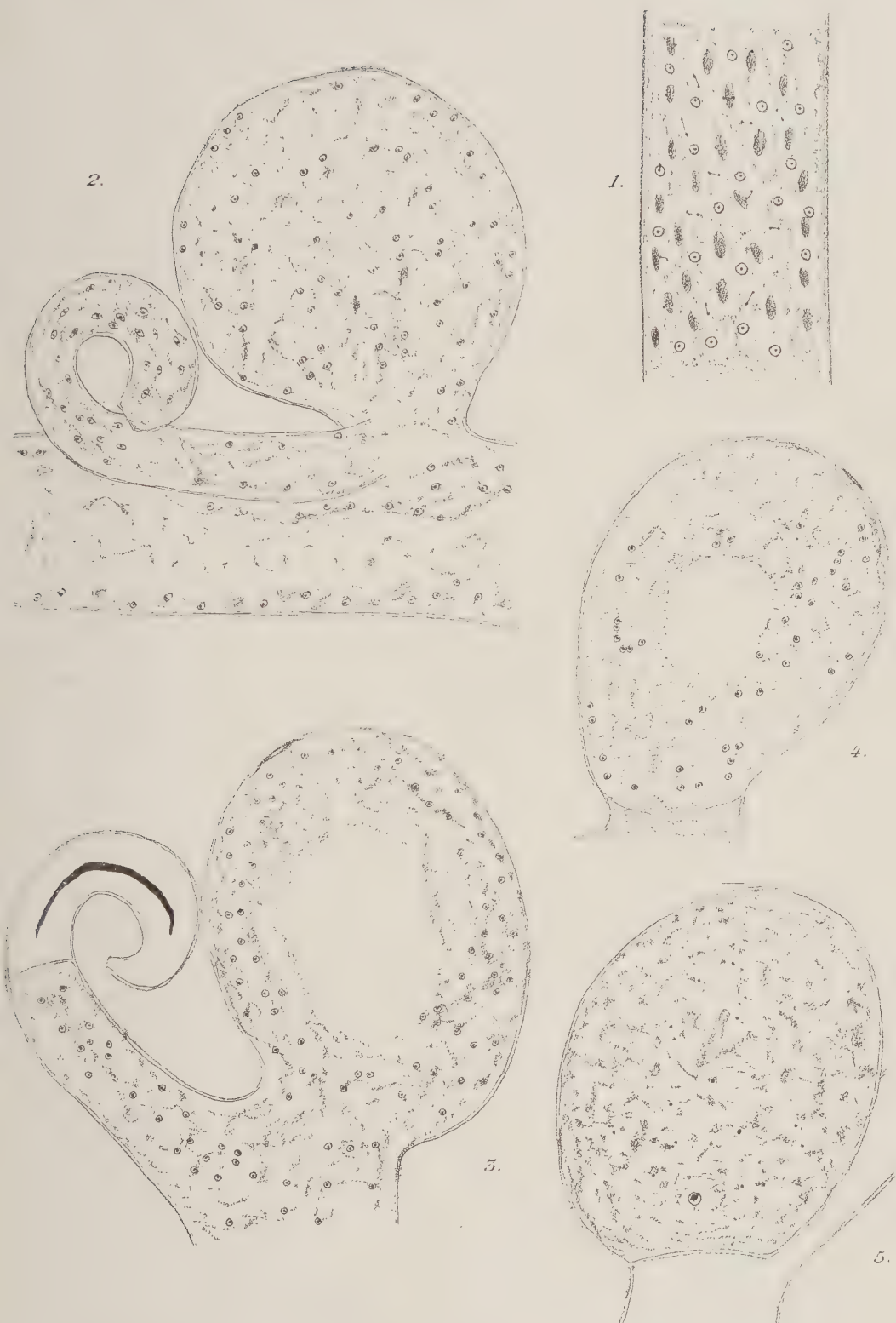


PLANCHE II

Vaucheria uncinata Ktz.

FIG. 1-2. — Un seul noyau subsiste ; derniers vestiges des noyaux dégénérés. (Fig. 2 non à la chambre claire.)

Vaucheria geminata D. C. et *V. hamata* (Vauch.) Walz.

FIG. 3. — Un oogone d'une fructification de *V. geminata* donne deux filaments anthéridiens.

FIG. 4. — L'oogone avorté d'une fructification de *V. hamata* donne une fructification nouvelle de *V. hamata* dont l'oogone avorté donne à nouveau une fructification de *V. hamata*. (La figure 4 et les six suivantes sont reproduites avec un grossissement indéterminé.)

FIG. 5. — Une fructification de *V. geminata* dont un oogone est avorté et a donné une nouvelle fructification de *V. geminata*.

FIG. 6. — Une fructification de *V. hamata* dont l'oogone est avorté et a donné une fructification de *V. geminata*.

FIG. 7. — Une fructification de *V. hamata* dont le rameau femelle avorte deux fois et donne enfin une nouvelle fructification de *V. hamata*.

FIG. 8. — Une fructification de *V. geminata* dont un rameau femelle avorte plusieurs fois et porte à son extrémité une fructification de *V. hamata*.

FIG. 9. — Une fructification de *V. hamata* dont l'anthéridie est avortée et a donné une fructification de *V. geminata* avec une anthéridie latérale supplémentaire.

FIG. 10. — Un même thalle portant côte à côte des fructifications de *V. geminata* et de *V. hamata*.



1.



2.



3.

4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.

PLANCHE III

Cunninghamella echinulata. Thaxter.

FIG. 1 — Thalle.

Choetostylum Fresenii. Van Tiegh. et Le Monnier.

FIG. 2. — Thalle ; deux noyaux montrent un centrosome extranucléaire (même grossissement que fig. 1).

Zygorhynchus Moelleri. Vuill.

FIG. 3. — Thalle ; noyaux en amitose.

FIG. 4. — Chlamydospore.

FIG. 5. — Noyaux au repos, centrosomes extranucléaires. (Les fig. 5 à 26 sont reproduites avec un grossissement de 3000 environ.)

Mucor sylvaticus. Hagem.

FIG. 6. — Noyaux au repos, centrosomes extranucléaires.

FIG. 7. — Début d'une mitose, le centrosome s'est divisé en deux.

FIG. 8. — Fuseau dans une zygosporè.

FIG. 9. — Plaque équatoriale dans un filament.

FIG. 10-11. — Débuts d'anaphase dans un filament.

FIG. 12. — Stade tonnelet dans un filament.

FIG. 13-14. — Reconstitution de nouveaux noyaux dans un filament.

Mucor hiemalis. Wehmer.

FIG. 15. — Un stade de la division du noyau dans un filament.

Phycomyces nitens. (Agardh) Kunze.

FIG. 16-17-18. — Plaques équatoriales dans un jeune sporange.

FIG. 19. — Anaphase dans le jeune sporange.

FIG. 20-21-22-23. — Plaques équatoriales dans les suspenseurs.

FIG. 24-25-26. — Anaphases dans les suspenseurs.

Circinella conica. Moreau.

FIG. 27. — Jeune sporange.

FIG. 28. — Séparation des protospores uninucléées

FIG. 29. — Spores plurinucléées dans le sporange à maturité.

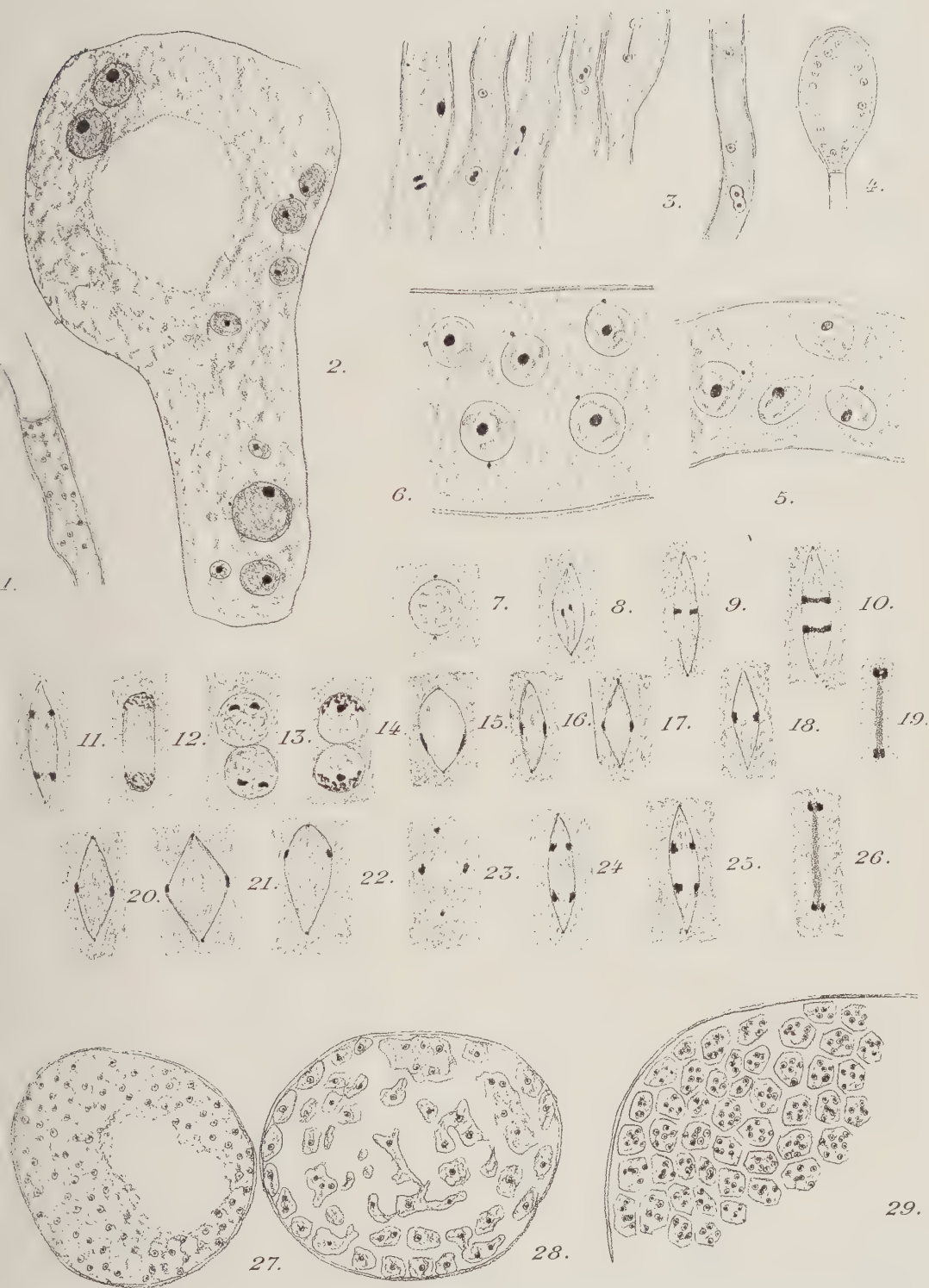


PLANCHE IV

Rhizopus nigricans. Ehrenberg.

FIG. 1. — Portion de jeune sporange. (Non à la chambre claire.)

FIG. 2. — Portion de sporange un peu plus âgé. (Non à la chambre claire.)

FIG. 3. — Portion de columelle avec noyaux chromatiques, amitoses et karyogamies. (Non à la chambre claire.)

FIG. 4. — Séparation des spores plurinucléées. (Non à la chambre claire.)

FIG. 5. — Les spores plurinucléées dans le sporange.

Phycomyces nitens. (Agardh) Kunze.

FIG. 6. — Jeune sporange ; noyaux en mitose.

FIG. 7. — Séparation de spores plurinucléées.

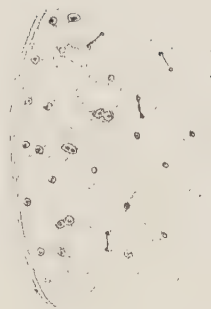
FIG. 8. — Spores mûres.



1.



2.



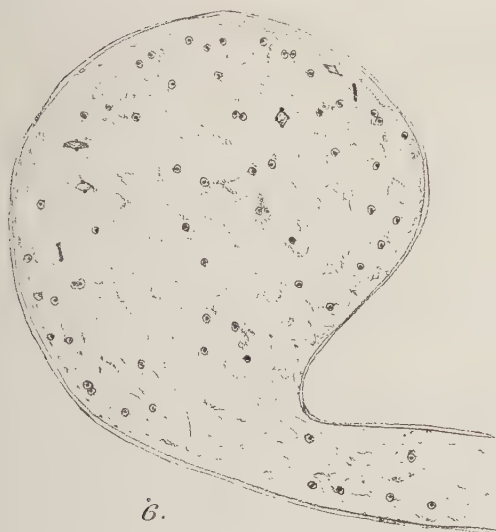
3.



4.



5.



6.



7.



8.

PLANCHE V

Rhizopus ramosus. Moreau.

FIG. 1-2. — Sporangiphores ramifiés. (Grossissement indéterminé pour les fig. 1 à 7.)

FIG. 3. — Renflement sur le trajet d'un sporangiophore.

FIG. 4. — Sporangiphore ramifié ; au point de bifurcation il montre un renflement, vestige d'un sporange avorté.

FIG. 5. — Un renflement sporangial avorté donne deux pédicelles sporangifères ; celui de gauche se renfle puis prolifère deux nouveaux pédicelles fructifères.

FIG. 6. — Un sporangiophore ramifié ; des traces du sporange primitif unique subsistent sous la forme d'un léger renflement d'où divergent quatre pédicelles fertiles.

FIG. 7. — Un renflement sporangial stérile donne quatre rameaux fertiles.

FIG. 8. — Spores de *Rh. ramosus*. (Même grossissement que les spores de *Rh. nigricans*, Pl. IV, fig. 5.)

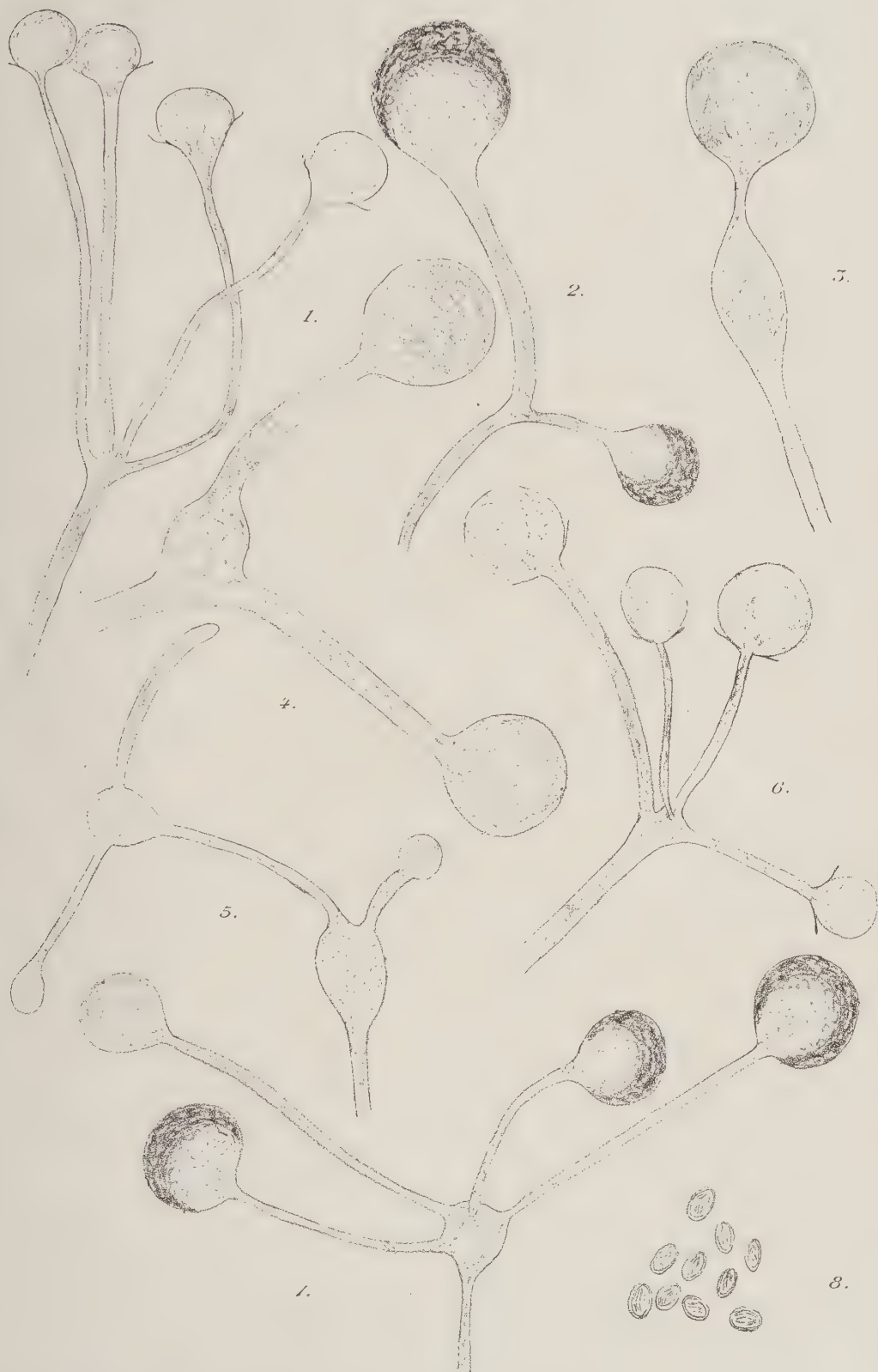


PLANCHE VI

Mucor spinescens. Lendner.

FIG. 1. — Jeune sporange.

FIG. 2. — Sporange encore jeune ; le protoplasme vacuolaire se dispose en cordons à droite. (Non à la chambre claire.)

FIG. 3. — Les cordons protoplasmiques s'étranglent en grains de chapelet ; chacun donne une spore.

FIG. 4. — Spores généralement uninucléées, rarement bi- ou plurinucléées.

Cunninghamella echinulata. Thaxter.

FIG. 5. — Formation des conidies sur la tête renflée d'un conidiophore.

FIG. 6. — Spores mûres.

Cunninghamella Bertholletiae. Stadel.

FIG. 7. — Début de la tête renflée d'un conidiophore.

FIG. 8. — Formation des conidies sur la tête renflée du conidiophore.

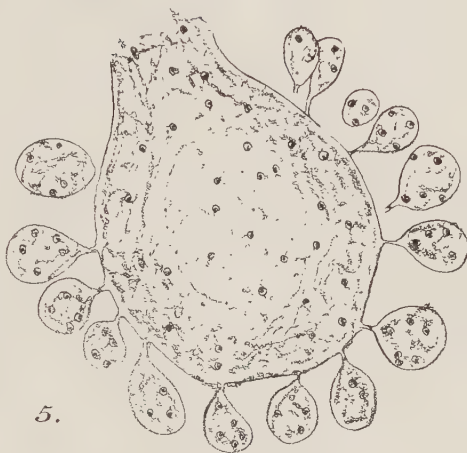
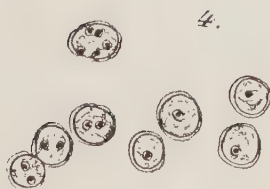
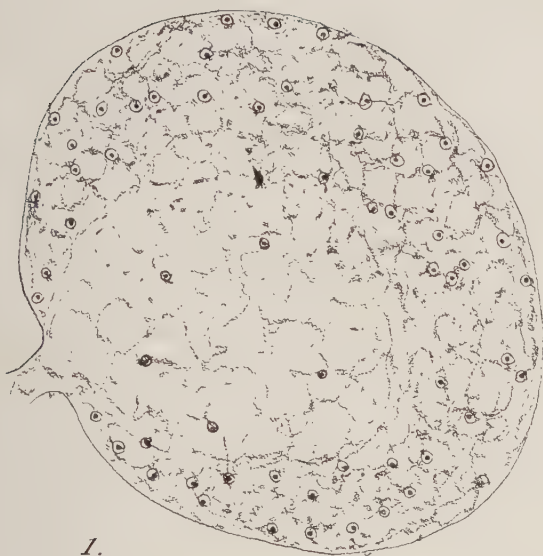


PLANCHE VII

Syncephalastrum cinereum. Bainier.

FIG. 1. — Production de bourgeons sur une tête renflée; quelques noyaux s'étirent pour passer dans les bourgeons.

FIG. 2. — Chaque bourgeon devient un tube rectiligne réuni à la tête renflée par de fins stérigmates que des noyaux traversent encore en s'étirant.

FIG. 3. — Spores, généralement uninucléées, en rangées rectilignes autour d'une tête renflée.

FIG. 4. — Fructification anormale où la tête renflée est latérale au lieu d'être terminale.

FIG. 5-6-7-8-9. — Premiers débuts de la formation des spores dans les baguettes sporogènes; cette formation n'est ni centripète ni centrifuge.

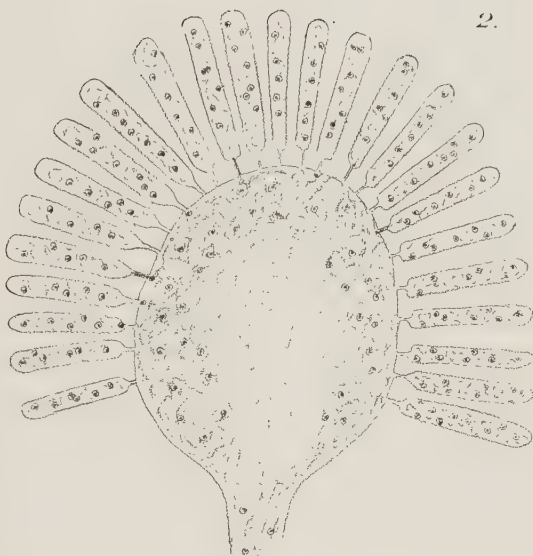
FIG. 10. — Spores à l'intérieur d'un tube sporogène. (Non à la chambre claire.)

Syncephalastrum racemosum. Cohn.

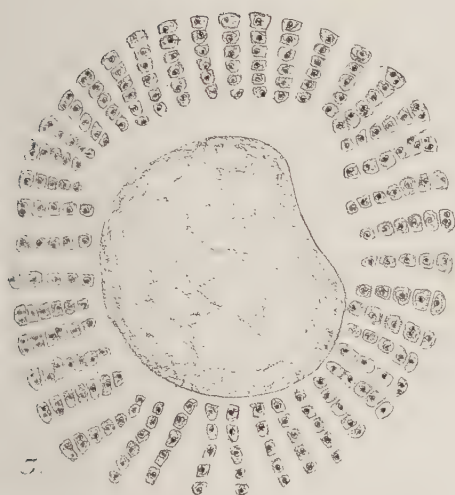
FIG. 11. — Spores à l'intérieur d'un tube sporogène.



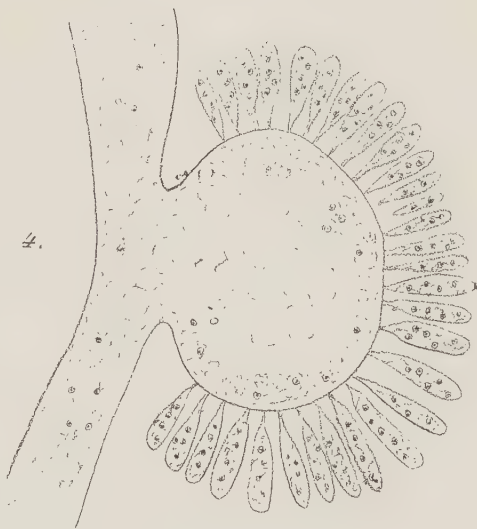
1.



2.



3.



4.



5.

6.

7.

8.



9.

10.

11.

PLANCHE VIII

Mucor sylvaticus. Hagem.

FIG. 1. — Jeune zygospore.

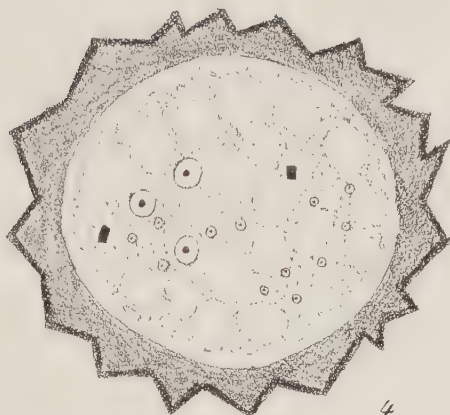
FIG. 2-3. — Deux coupes successives de la même zygospore ; noyaux sexuels, fusions de noyaux, noyaux dégénérés.

FIG. 4-5. — Deux coupes successives d'une autre zygospore : noyaux de fusion, noyaux en dégénérescence, cristaux de mucorine.

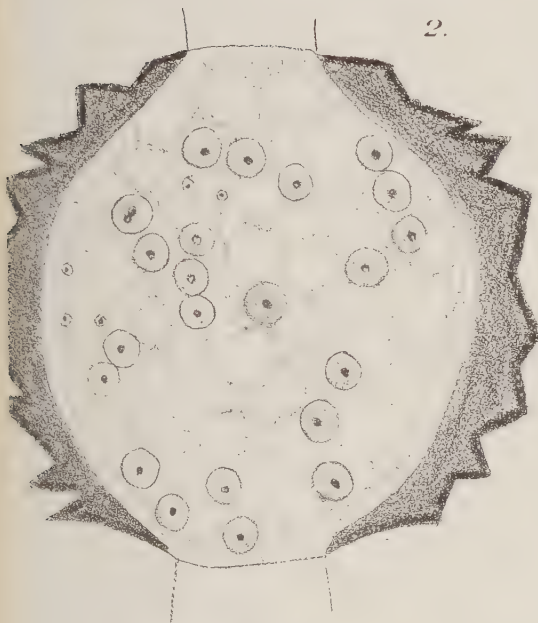
FIG. 6. — Zygospore déjà âgée ; noyaux de fusion et noyaux en dégénérescence.



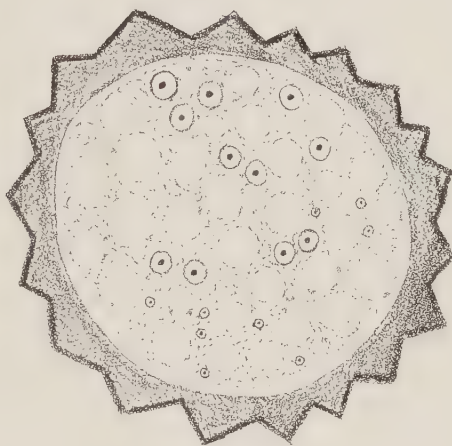
1.



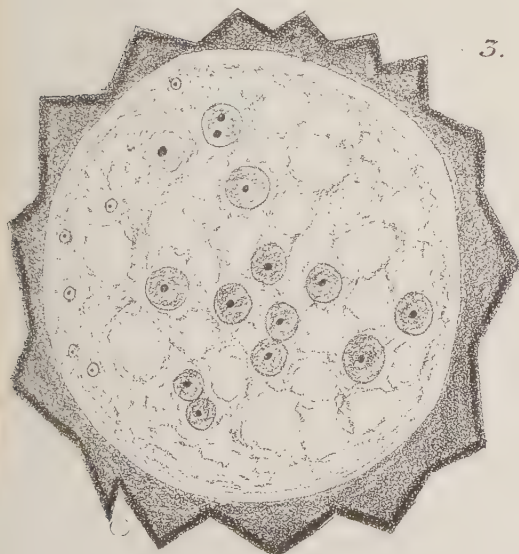
4.



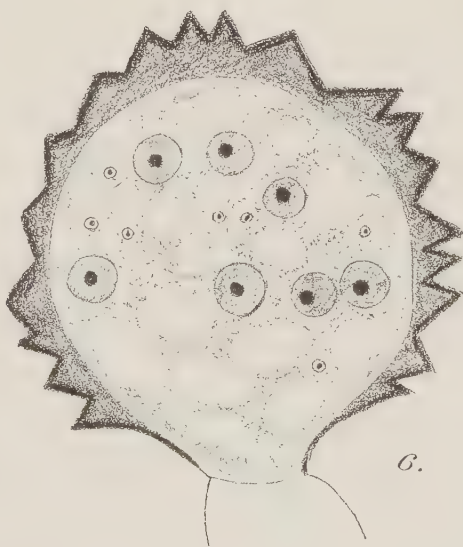
2.



5.



3.



6.

PLANCHE IX

Mucor hiemalis. Wehmer.

FIG. 1. — Zygosporc jeune, fusions de noyaux.

FIG. 2. — Zygosporc plus âgée ; noyaux de fusion, noyaux sexuels et noyaux dégénérés.

FIG. 3. — Zygosporc très vieille. (L'exosporc est enlevée.)

Mucor genevensis. Lendner.

FIG. 4. — Corpuscules métachromatiques dans une zygosporc âgée. (L'exosporc est enlevée.)

FIG. 5. — Jeune zygosporc ; fusions de noyaux.

FIG. 6. — Portion de zygosporc âgée.

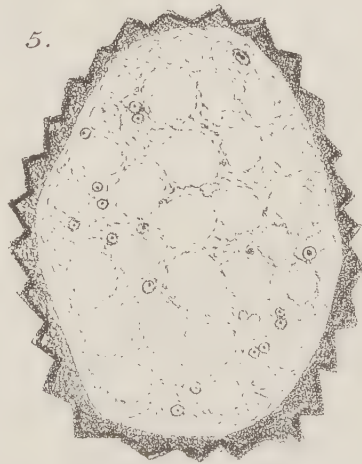
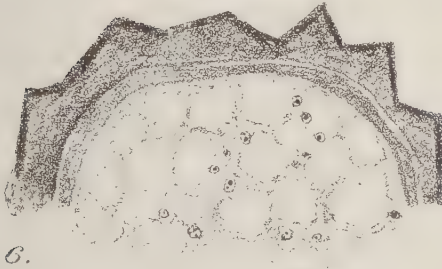
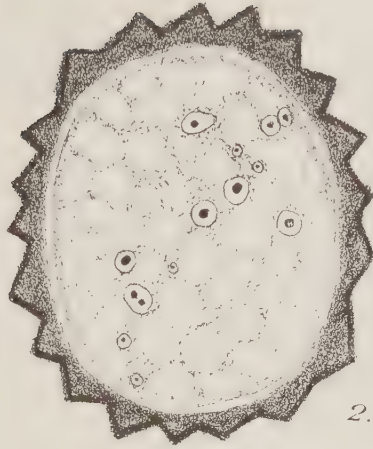
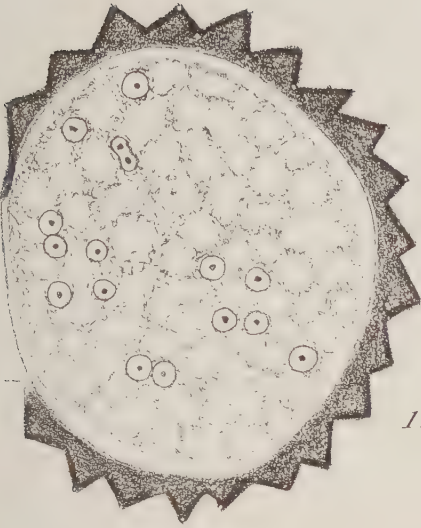


PLANCHE X

Sporodinia grandis. Link.

FIG. 1. — Portion de zygospore. Noyaux en fusion et noyaux de fusion. Mucorine. Les ornements de la membrane apparaissent sous la paroi primitive des gamétanges.

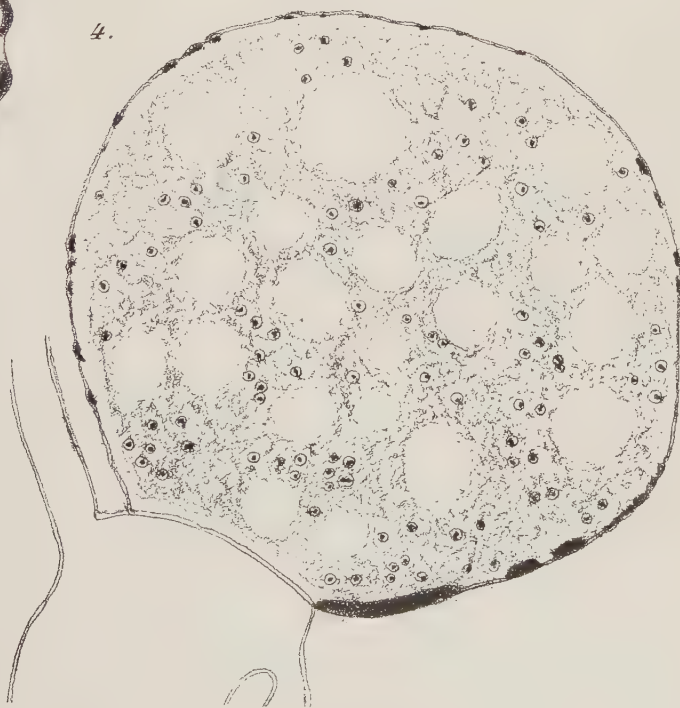
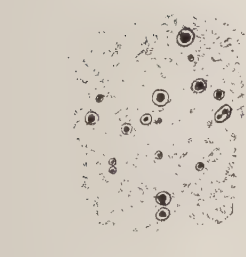
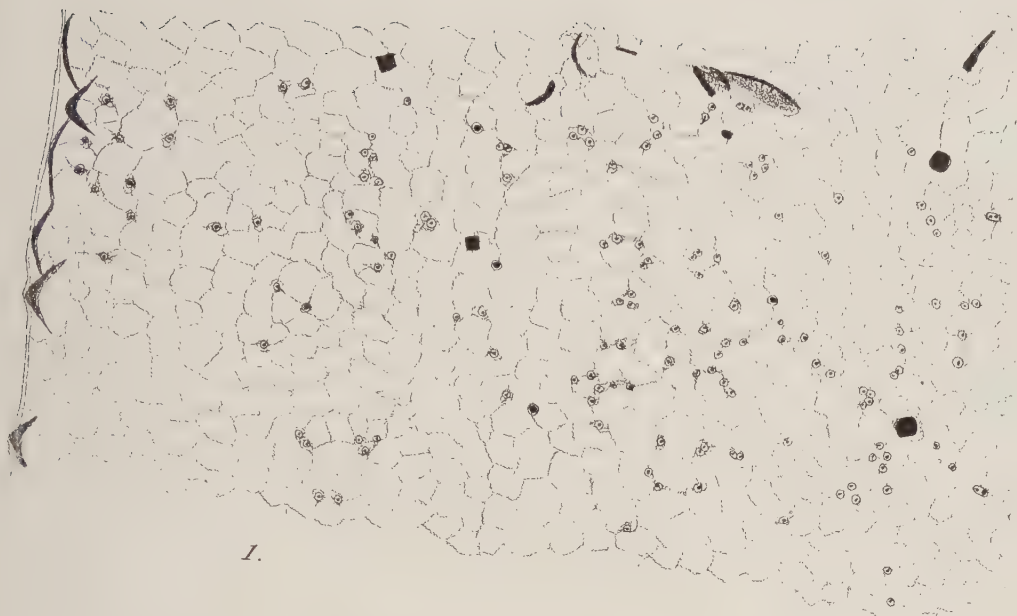
FIG. 2. — Formation précoce des ornements des deux côtés de la membrane mitoyenne des deux gamétanges de la même zygospore. Dans le protoplasma de la figure 1 on trouve les fragments des ornements déposés sur la paroi mitoyenne dans une région où celle-ci a disparu.

Absidia Orchidis. (Vuill.) Hagem.

FIG. 3. — Jeune zygospore.

FIG. 4. — Zygospore un peu plus âgée ; fusions de noyaux.

FIG. 5. — Protoplasme d'une zygospore plus âgée avec noyaux de fusion, noyaux sexuels et noyaux en dégénérescence.



5.

PLANCHE XI

Absidia Orchidis. (Vuill.) Hagem.

FIG. 1. — Corpuscules métachromatiques dans une zygosporé.

FIG. 2. — Corpuscules métachromatiques dans une zygosporé plus âgée.

Absidia spinosa. Lendner.

FIG. 3. — Zygosporé encore jeune avec trois sortes de noyaux : noyaux de fusion, noyaux sexuels, noyaux en dégénérescence. Par exception les deux suspenseurs portent des fulcres.

Phycomyces nitens. (Agardh) Kunze.

FIG. 4. — Portion de protoplasme avec fusions de noyaux.

Zygorhynchus Bernardi. Moreau.

FIG. 5. — Jeune zygosporé au moment de la résorption de la membrane mitoyenne des deux gamétanges.

FIG. 6. — Jeune zygosporé ; les noyaux se placent par paires.

FIG. 7. — Jeune zygosporé ; fusions de noyaux.

FIG. 8. — Zygosporé plus âgée ; noyaux de fusion ; deux noyaux sexuels se fusionnent encore.

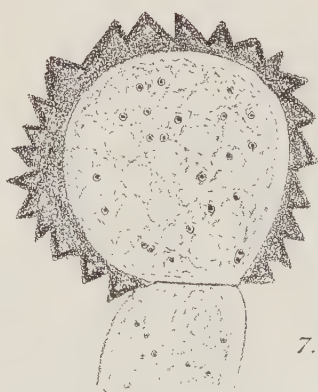
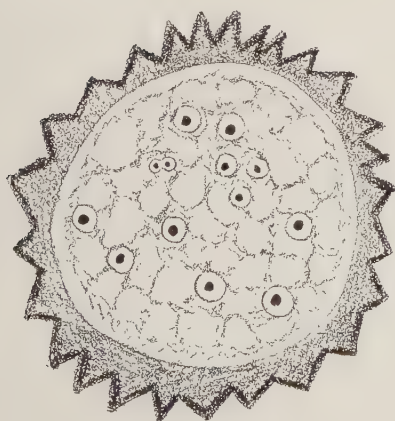
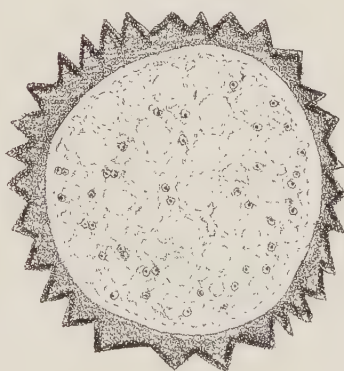
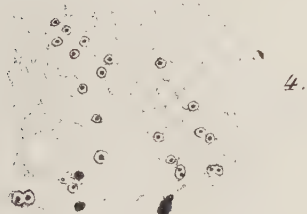
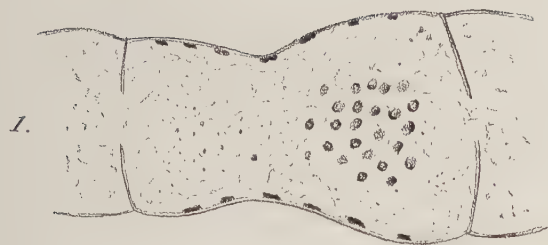


PLANCHE XII

Zygorhynchus Vuillemini. Namyl.

FIG. 1. -- Jeune zygospore.

FIG. 2-3. — Deux coupes successives dans la même zygospore : fusions de noyaux.

Zygorhynchus Moelleri. Vuill.

FIG. 4-5. — Jeunes zygospores ; fusions de noyaux.

Zygorhynchus Dangeardi. Moreau.

FIG. 6-7-8. — Stades successifs de la formation des gamétanges dessinés respectivement à 2 h. 35, 4 h., 5 h. 55. (Grossissement indéterminé.)

FIG. 9. — Zygospore encore jeune ; noyaux de tailles diverses, les plus petits dégénèrent.

FIG. 10. — Zygospore un peu âgée, quatre noyaux sexuels ; les autres, de tailles variables, sont en dégénérescence.

FIG. 11. — Vieille zygospore ; un noyau de fusion ; les deux autres se fusionnent. Des points chromatiques représentent les noyaux dégénérés.

FIG. 12. — Vieille zygospore ; deux gros noyaux de fusion.

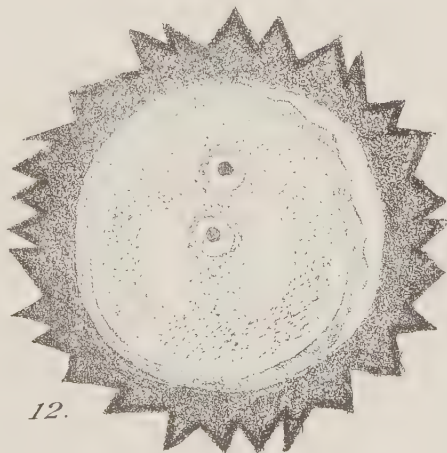
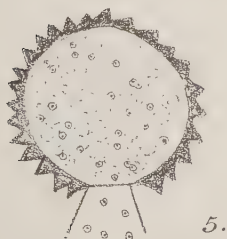
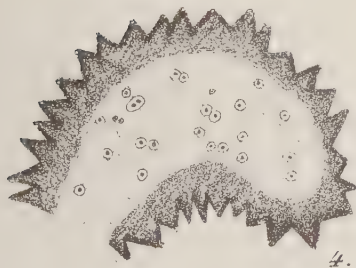
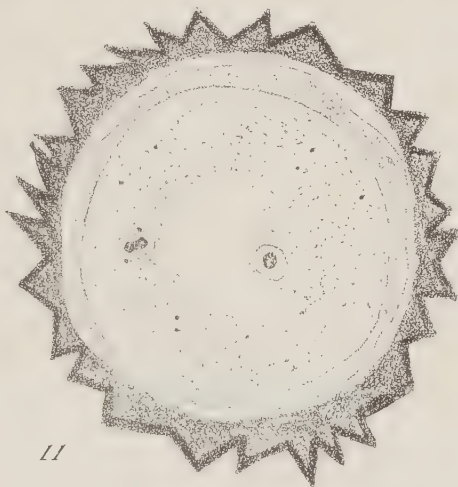
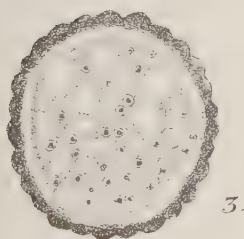
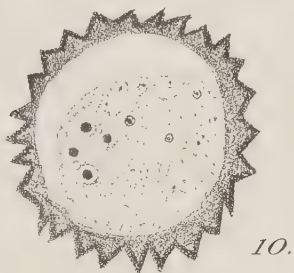
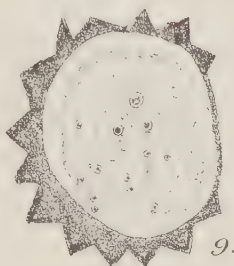
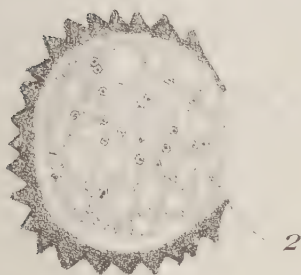
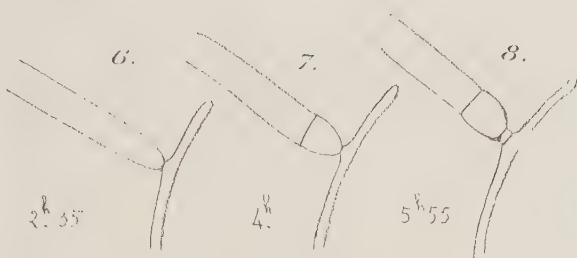
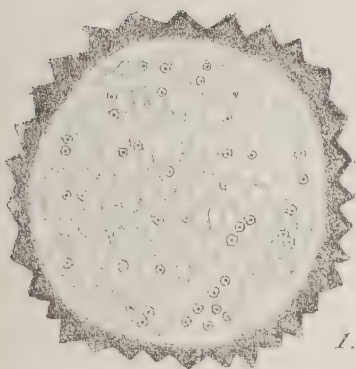


PLANCHE XIII

Rhizopus nigricans. Ehrenb.

FIG. 1. — Toute jeune zygosporé ; les deux gamétanges sont encore séparés par une cloison imparfaite et l'un d'eux communique librement avec son suspenseur ; les trabécules protoplasmiques et les noyaux allongés du suspenseur rendent compte du courant de protoplasme qui vient du thalle.

FIG. 2. — Début de karyogamies multiples. Quelques noyaux dégénèrent. La présence de noyaux en fusion dans une zygosporé où les protoplasmas des deux gamétanges paraissent ne s'être pas encore mélangés laisse penser que les noyaux d'un même gamétange peuvent se fusionner entre eux.

FIG. 3. — Zygosporé déjà âgée ; gros noyaux de fusion ; noyaux dégénérés.

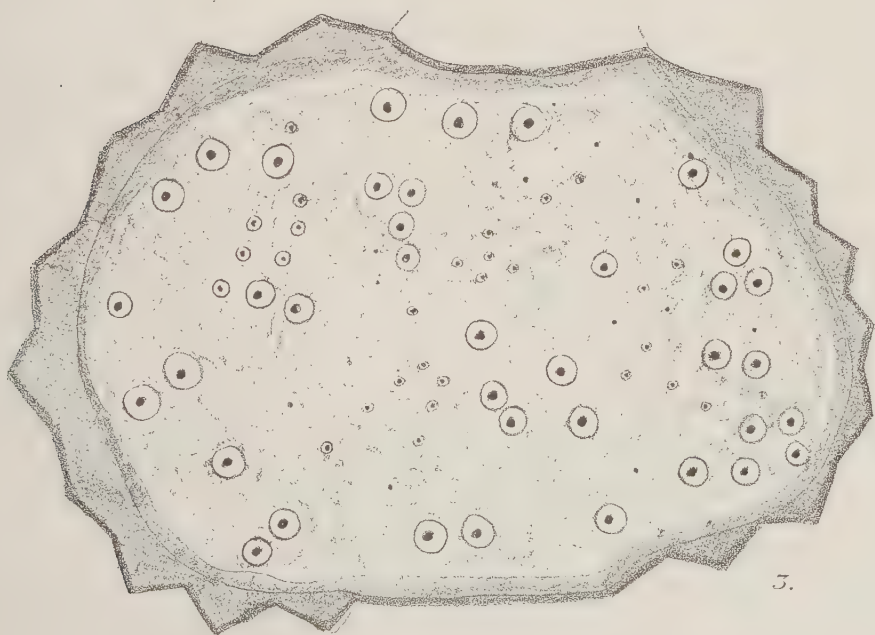
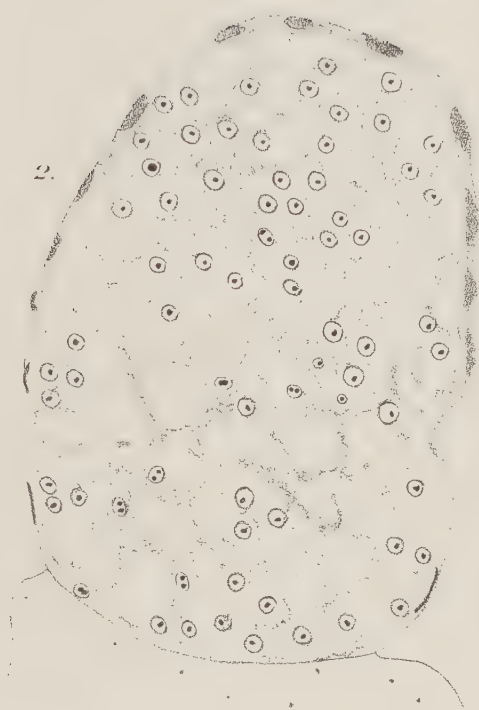


PLANCHE XIV

Aspergillus repens. de Bary.

FIG. 1-2-3. — Jeunes ascogones plurinucléés.

FIG. 4. — Ascogone avec un premier filament recouvrant assimilable à un trophogone ; l'ascogone est exceptionnellement renflé. (Non à la chambre claire.)

FIG. 5. — Jeune périthèce ; l'ascogone est plurinucléé, il commence à se cloisonner.

FIG. 6. — Jeune périthèce ; le cloisonnement de l'ascogone continue, l'ascogone se ramifie. Aucune fusion de noyaux n'a encore eu lieu.

FIG. 7. — Périthèce un peu plus âgé. Ascogone à cellules binucléées ; dans l'une est un gros noyau de fusion.

FIG. 8. — Périthèce âgé : cellules de l'ascogone binucléées, fusion dans la cellule, cellules à un seul noyau de fusion, asques.

Entyloma Calendulae. (Oudemans) de Bary.

FIG. 9-10-11-12. — Spores sur le trajet ou à l'extrémité d'un filament. (Non à la chambre claire.)

FIG. 13. — Spore à deux noyaux rapprochés.

FIG. 14-15-16-17-18-19 — Fusion des deux noyaux et de leurs nucléoles.

